

BULLETIN

DU

CENTRE D'ÉTUDES

ET DE

RECHERCHES SCIENTIFIQUES

BIARRITZ

Cl. Dendaletche



1973

Nantes.



INTRODUCTION A L'ÉTUDE DU MILIEU MONTAGNARD PYRÉNÉEN OCCIDENTAL

ÉCOLOGIE ET MÉTHODOLOGIE GÉNÉRALES. STRUCTURES PHYTOCÉNOTIQUES. ÉCOSYSTÈME PASTORAL. PHYTOENDÉMISME ET HISTOIRE DU PEUPLEMENT. ÉCOBIOCÉNOTIQUE ET BIOGÉOGRAPHIE. PROSPECTIVE GÉNÉRALE DES MILIEUX OROPHILES.

par Cl. DENDALETCHÉ.

Ce texte est l'article principal exposant quelques résultats notables d'une Thèse de Doctorat d'Etat ès Sciences Naturelles, enregistrée au C.N.R.S. sous le numéro AO 7980 et qui sera soutenue devant l'Université de Nantes (Professeur P. DUPONT) en 1973.

On voudra bien noter qu'il s'agit plutôt ici d'un exposé de nos conceptions que d'un résumé de la thèse elle-même. Nous insistons ici surtout sur la méthodologie, les points principaux que nous esquissons ici sont, pour la plupart, très détaillés dans notre ouvrage.

Manuscrit déposé le 13 octobre 1972.

Adresse de l'auteur : 8, rue Gérard-Cal, 64000 PAU.

INTRODUCTION

0.1. Le milieu montagnard pose des problèmes écologiques, biologiques et biocénotiques complexes. Si, au niveau pyrénéen, de nombreuses publications spécialisées existent, aucune tentative suivie d'étude synthétique n'a encore abouti. Paralysés par leur insertion au sein de laboratoires spécialisés, souvent occupés à de pures recherches de laboratoires, les chercheurs ne semblent pas avoir osé faire l'effort de décloisonnement nécessaire à une telle étude ⁽¹⁾.

0.2. On doit considérer notre travail comme l'introduction à un cycle de recherches consacrées aux Pyrénées occidentales et au milieu montagnard pyrénéen en général. Nous n'avons pas poussé ici nos conceptions à leur limite extrême utilisable car nous n'avons pas encore suffisamment d'expérience directe des milieux orophiles

(1) Il est juste d'ajouter que de brillantes individualités ont cependant œuvré dans ce sens mais elles n'ont pas été suivies par l'ensemble des chercheurs naturalistes pyrénéens.

extra-pyrénéens. Le lecteur doit donc admettre ceci comme une construction préliminaire nécessairement perfectible.

0.3. Des problèmes d'organisation spatiale (étude des structures) et de dynamique se posent ; par ailleurs, les divers aspects biologiques débouchent obligatoirement sur des considérations écologiques.

Divers niveaux d'étude sont à considérer :

1 — niveau élémentaire de l'individu, des populations d'individus et de l'espèce,

2 — niveau intermédiaire du groupement d'espèces : groupes écologiques et phytocénoses,

3 — niveau supérieur des grandes communautés : complexes communautaires ou complexes écobiocénotiques.

Pour l'observateur que nous sommes, c'est l'ordre de grandeur, c'est-à-dire la considération de l'échelle d'observation mise en œuvre, qui crée le phénomène. Ceci revient à dire que l'on peut distinguer divers niveaux ou paliers d'où l'investigation est possible. Nous pouvons écrire avec H. PRAT (*Le champ unitaire en biologie*, P.U.F., 1964) : « Ainsi, lorsqu'on passe d'un niveau à un autre, on constate l'apparition, l'émergence de propriétés nouvelles (LEWES, ALEXANDER, TEILHARD). VANDEL (*L'homme et l'évolution*, p. 24) note qu'à chaque palier évolutif « la matière possède une architecture et des lois qui sont propres » à ce niveau, et qu'il est important de discerner « les innovations qu'apporte au monde » chacun de ces nouveaux paliers évolutifs ».

La distinction de ces niveaux implique outre la mise en œuvre de la notion d'ordre de grandeur celle du couple dialectique continu-discontinu.

Après avoir étudié de manière précise ces divers niveaux, on peut tenter d'établir leurs rapports.

0.4. Cette science des relations, aux divers niveaux phénoménologiques est l'ÉCOLOGIE (au sens de MARGALEF 1970) ou l'ECOBIOCENOTIQUE (au sens de MOLINIER 1971). Elle trouve appui sur l'écologie sensu stricto, la chorologie s.s., l'éthologie, la biocénotique. Elle doit se nourrir au niveau de la méthode des gains de l'épistémologie générale. Pour élaborer ce travail, la connaissance de quelques travaux de linguistique générale, anthropologie structurale (LÉVI-STRAUSS), pétrologie, physiologie cybernétique (LABORIT) nous fut beaucoup plus profitable que la lecture de la multitude de publications détaillées, consacrées à tel ou tel aspect de botanique ou zoologie montagnardes.

Dans les pages qui suivent, le lecteur trouvera bien plus l'exposé des acquits généraux que des résultats particuliers. Un certain nombre de ceux-ci ont par ailleurs été déjà publiés, on consultera à ce propos notre liste bibliographique ; la publication échelonnée de l'ensemble

du travail dont ce texte indique les directions essentielles interviendra prochainement dans diverses revues scientifiques.

ÉCOLOGIE ET MÉTHODOLOGIE GÉNÉRALES

1. Nous nommons *analyse structurale* la recherche de la cohérence interne des divers faits écologiques, chorologiques, éthologiques et biocénétiques se manifestant, pour nous, en milieu montagnard. Nous prétendons arriver, par un effort d'abstraction, à la recherche de modèles — au sens cybernétique du terme — traduisant les relations entre les divers phénomènes appréhendables aux divers niveaux scalaires de la recherche. Cette analyse est éminemment qualitative dans son principe mais peut déboucher *ensuite* sur des recherches de type quantitatif. Elle voudrait réconcilier à la fois l'étude précise et détaillée — sorte d'auscultation — et la problématique théorique. Ce faisant, nous voudrions éviter l'écueil signalé par F. JACOB (La logique du vivant) : « Il y a, en biologie, un grand nombre de généralisations mais fort peu de théories. » Privilégiant le fait chorologique, ce type d'analyse débouche sur une cartographie et l'établissement de diagrammes de type structural. Elle essaie de faire la part du hasard et de la nécessité, de la statique et de la dynamique, du potentiel et de l'exprimé, du possible et de l'improbable. Elle intègre l'homme dans ses schémas descriptifs et explicatifs, tente d'établir les rapports Milieu-Monde vivant afin de délimiter les divers écosystèmes régissant l'économie générale du milieu montagnard dans ses rapports avec les contrées de piémont.

1.1. Le rôle *intégrateur du tapis végétal* a maintes fois été souligné. Les végétaux chlorophylliens, par leur autotrophie vis-à-vis du carbone, leur diversification écologique et leur extension, se placent à la base de la majorité des chaînes trophiques. Qui veut esquisser les écosystèmes de la montagne est fatalement confronté à la réalité végétale. Considérer la végétation dans une optique écobiocénétique revient à étudier le premier maillon des divers écosystèmes — forestiers, supra-forestiers, pastoral... — où l'action anthropique se fait plus ou moins sentir.

1.2. Un problème de *typologie des phytoststructures montagnardes* se pose.

Il existe au niveau pyrénéen d'importants travaux de géobotanique ou de phytosociologie : GAUSSEN 1926, BRAUN BLANQUET 1948, CHOUARD 1925-1949, CLAUSTRES 1965, NÈGRE 1968-1970. Les documents de type à la fois analytique et synthétique comme les deux premiers sont déjà partiellement utilisables. Ceci d'autant plus que les travaux de GAUSSEN en particulier sont nettement orientés vers une perspective cartographique.

La moitié occidentale des Pyrénées ne dispose pas de travaux d'ensemble, exception faite pour la partie la plus atlantique de la très précieuse synthèse phytogéographique du Pays Basque écrite par ALLORGE 1941. Nous avons donc dû consacrer une grande partie de notre temps à de longues recherches de terrain dont l'essentiel est exposé dans notre mémoire et cartographié au 1/200 000^e.

Mais ce travail, exécuté selon des méthodes classiques, ne constitue qu'une phase préliminaire indispensable. Une première synthèse schématique en a été publiée (D. 1969). Un travail de réflexion théorique sur la problématique de l'étude du peuplement végétal a suivi (D. 1971 b). C'est en fait ce dernier aspect qui constituait le véritable objet de nos recherches mais il ne pouvait être abordé sans une exploration complète du pays, jamais réalisée jusqu'alors.

1.3. ESQUISSE TYPOLOGIQUE.

Elle a déjà été partiellement exposée (D. 1971 a, D. 1971 b).

1.3.1. COMMUNAUTÉS STABLES ET COMMUNAUTÉS INSTABLES.

Comparons une communauté d'annuelles psammophiles à une forêt soit le tableau ci-dessous :

COMMUNAUTÉ D'ANNUELLES	FORÊT
— liaison forte avec le milieu mais courte (fugacité),	— milieu intérieur autocatalytique
— la présence des espèces résulte d'un piégeage écologique externe,	
— liaison faible des espèces entre elles (simple juxtaposition),	— forte homéostasie
— biomasse faible,	— biomasse forte
— cycle reproducteur court (période végétative contractée),	— succession de cycles reproducteurs
— peuplement monistrate (aérien et souterrain),	— peuplement pluristrate
— un seul groupe écologique.	— plusieurs groupes écologiques.

Ce sont là deux types extrêmes mais très répandus : l'un est strictement inféodé au milieu pour son existence, l'autre par son homéostasie très forte est relativement indépendant du milieu. Ces deux cas peuvent servir de bornes extrêmes à notre système typologique. Un exemple voisin est celui d'un champ de céréales : plantation artificielle résultant d'un semis, elle piège néanmoins un contingent

stéréotypé de plantes messicoles et un certain nombre de symbiotes ou parasites, mais l'ensemble, par impossibilité d'acquérir l'autonomie, ne saurait se perpétuer plusieurs années tel quel. Autrement dit il existe des communautés naturellement stables à l'échelle humaine et des communautés hautement artificielles.

1.3.2. COMPLEXES HOMOGÈNES ET COMPLEXES HÉTÉROGÈNES.

On doit non seulement considérer la liaison avec le milieu — qui peut être lache ou de type rigide — mais aussi les types de liaison interne aux divers éléments. Théoriquement les couples suivants peuvent exister :

- liaisons faibles avec le milieu — liaisons internes faibles,
- liaisons faibles avec le milieu — liaisons internes fortes,
- liaisons fortes avec le milieu — liaisons internes faibles,
- liaisons fortes avec le milieu — liaisons internes fortes.

On remarque dans la pratique que seuls les cas 2 et 3 sont les plus répandus.

1.3.2.1. 1^{er} cas : Complexes homogènes.

La hêtraie-sapinière pyrénéenne est un bon exemple. Les groupes écologiques qui la composent sont très fortement liés à la communauté d'arbres et très peu au climat général ; ces groupes sont aussi très liés entre eux (concurrence intercénotique). Il y a donc inféodation optimale. Le caractère de prévisibilité du stock floristique inféodé devient très grand. L'indépendance du microclimat forestier vis-à-vis du climat général est importante. Ce que les appareils microclimatiques mesurent aux divers niveaux d'une hêtraie c'est, non pas les paramètres climatiques subis, mais l'environnement créé, pour une part, par la hêtraie ⁽²⁾. Il y a lieu de distinguer ici à l'instar de la physiologie animale, un milieu intérieur et un milieu extérieur. On peut alors parler d'homéostasie phytocénotique et la recherche s'identifie alors à une physiologie cenotique. Ce caractère d'inféodation floristique vaut aussi au niveau du peuplement animal. On peut donc tenter d'établir au niveau de la description, l'organisation écobiocénotique des complexes homogènes. *Forte homéostasie, grande stabilité, structuration nette, grande complexité, accumulation forte et rapide d'énergie, écologie de type antarctique avec recyclage in situ des éléments* sont des traits fondamentaux des complexes homogènes.

1.3.2.2. 2^e cas : Complexes hétérogènes.

Ici la dépendance du milieu est grande, les éléments structuraux

(2) Il y a lieu de distinguer, ainsi que nous le faisons dans le texte intégral la phase feuillée et la phase non feuillée. Les plantes ayant leur optimum végétatif pendant cette dernière phase sont évidemment relativement dépendantes du climat général.

peuvent être assez nombreux mais ce n'est pas toujours le cas, la notion de sous-bois et de cortège devient floue, le caractère de prévisibilité s'atténue et la faune inféodée est atypique. Cette deuxième catégorie regroupe elle-même des ensembles très distincts, par exemple : la forêt claire collinéenne, la forêt claire subalpine à *Pinus uncinata*.

Etudions en premier lieu celle-ci. La pinède à crochets, quelque soit le substrat (karstique, schisteux, granitique, tourbeux), est, aux Pyrénées occidentales, impuissante à acquérir l'indépendance vis-à-vis du climat général. Il ne s'agit pas en effet d'une forêt au sens habituel du terme. On remarque qu'un lot déterminé de plantes occupe l'espace périphérique au tronc tandis que les travées anastomosées isolant ces cercles sont peuplées par d'autres plantes de pelouse ou de landine, différentes selon le niveau altitudinal considéré. Ceci montre bien la dépendance vis-à-vis du climat général. Néanmoins, ici, les éléments structuraux sont peu nombreux, mais cette faiblesse numérique est d'origine écologique. Les traits fondamentaux sont : *homéostasie moyenne, grande stabilité, accumulation lente et faible d'énergie, écologie de type autarcique*.

Dans la forêt claire collinéenne (chêne tauzin par exemple), l'accumulation d'énergie est plus rapide mais faible, l'homéostasie faible et la stabilité médiocre. Le sous-bois est très variable selon les conditions phytotopographiques.

1.3.3. UTILISATION ÉCOBIOCÉNOTIQUE DES DISTINCTIONS PRÉCÉDENTES

Les trois types forestiers distingués pour les deux versants des Pyrénées occidentales correspondent à trois types de physiologie forestière distincte sous le rapport de l'homéostasie. Cette classification sommaire présente un intérêt dans notre tentative de description écobio-cénotique. Le complexe homogène qu'est la hêtraie-sapinière, par sa forte cohérence interne et son aptitude à élargir sa tranche altitudinale d'occupation, constitue en même temps une puissante barrière écologique. Bon nombre d'espèces qui pourraient vivre à ces altitudes sont éliminées et repoussées vers les lisières supérieures : ainsi beaucoup de plantes et le groupe des orthoptères. Ceci revient à mettre l'accent sur des processus de concurrence interspécifique et intercénotique (D. 1971 e).

1.3.4. DES PHYTOCÉNOSES ÉLÉMENTAIRES AUX COMPLEXES COMMUNAUTAIRES

Il existe évidemment plus qu'une différence de degré entre une forêt et une communauté d'annuelles psammophiles. On peut même se demander si l'association végétale telle qu'elle est conçue classiquement se prête à une utilisation générale. Il nous semble, pour notre part, qu'il vaut mieux mettre en œuvre la notion de groupe écologique. La phytocénose serait alors un ensemble de groupes écologiques. Les

unités coénétiques seraient donc : groupe écologique, phytocénose, complexe communautaire du premier et second ordre. De la même manière qu'en pétrologie l'existence de roches monominérales ne soulève pas de difficultés théoriques, on pourra admettre que certaines phytocénoses ne sont formées que par un seul groupe écologique. Cette sociologie végétale conçue comme un assemblage (= une juxtaposition) d'unités écologiquement piégées et s'exprimant simultanément ou successivement (phénologie saisonnière) doit souffrir quelques retouches. Il serait vain de méconnaître la réalité des liens unissant certaines plantes par parasitisme ou symbiose mais, dans l'état actuel de la recherche, cette difficulté ne doit pas nous paralyser. Si quelques plantes sont écologiquement significatives, beaucoup n'ont, à nos yeux, aucune signification écologique décelable pour l'instant. Il convient donc de ne retenir que les plantes les plus typiques ; donner une liste exhaustive n'augmente pas forcément la clarté de ce qui est, par essence, assez obscur.

1.3.5. DYNAMISMES SÉRIELS OU ORTHOGÉNÉTIQUES ET DYNAMISMES PSEUDO-CYCLIQUES.

Les dynamiques sérielles sont connues. L'évolution progressive passe par divers stades : pelouse, lande, stade arbustif, forêt. Cette dynamique progressive existe indubitablement aux niveaux forestiers, il n'y a pas lieu d'y revenir ici. Dans quelques cas cependant, surtout aux niveaux supra-forestiers, on passe directement de l'éboulis à la landine sans interposition d'un stade pelouse. C'est surtout la forêt claire subalpine qui est justiciable des dynamismes pseudo-cycliques (D. 1971 a). Un pin à crochets tombe — foudroyé ou du fait de la sénilité —, arthropodes et microorganismes transforment la matière ligneuse en une sciure rougeâtre acide, des buissons de myrtille s'installent et un nouveau pin peut prospérer. Il s'agit là aussi d'un système autarcique puisque le tronc fournit la matière du sol biologique (ranker) réutilisé.

1.3.6. DYNAMISMES CONSERVATEURS, LIBÉRATEURS OU OBLITÉRATEURS.

Certaines dynamiques de type landicole correspondent à la libération de communautés très diversifiées succédant à un peuplement sylvatique uniforme ; d'autres, par contre, conduisent à masquer par des stades grossièrement convergents la diversité initiale ; d'autres enfin se révèlent conservateurs. L'étude des landes, landines, garrigues et garides illustre bien ces modalités.

2. Ces problèmes de relation avec le milieu se retrouvent aussi bien au niveau spécifique qu'au niveau cénotique. On peut remarquer avec VANDEL (*La genèse du Vivant*) que la distinction être vivant-milieu est on ne peut plus artificielle. Pour L. BONNET 1962

« Le milieu au sens causal est un concept certainement très ancien : les techniques les plus frustes de la chasse et de la pêche découlent de la perception intuitive d'une relation de causalité entre l'animal et son environnement. » La recherche de ces rapports de causalité rejoint très vite le problème de l'évolution : évolution individuelle et évolution cénotique. Qu'on le veuille ou non la vocation de l'activité scientifique c'est la transcription des faits en un langage cohérent à volonté explicative. Notre travail n'échappe pas à cette loi et les problèmes d'évolution y occupent une grande place. On consultera à ce propos la partie consacrée à l'endémisme.

3. Tout phénomène peut être considéré comme un système et, par là, être justiciable d'une formulation thermodynamique. Nous avons antérieurement montré le caractère général d'une telle formulation en établissant le parallélisme épistémologique entre concepts utilisés en pétrologie structurale et ceux que nous utilisons en phytocénotique. Ce tableau est retranscrit ci-dessous :

PÉTROLOGIE	PHYTOCÉNOTIQUE
Paragenèse	Phytocénose
Séquence	Série de végétation
Minéraux symptomatiques	Espèces indicatrices
Relations d'incompatibilité	Espèces antagonistes
Relations sympathiques	Espèces associées
Série réactionnelle continue	Variations clinales
Série réactionnelle discontinue	Variations quantiques
Province minéralogique	Province biogéographique

On en trouvera le commentaire approprié dans notre travail.

Un tel système peut être conçu comme formé d'au moins trois couches anachroniques : les résidus ou témoins d'un état ancien, les éléments pleinement développés à l'état actuel, les éléments précurseurs de l'état futur ⁽³⁾. Sur ce système agissent des facteurs internes et externes, limitants ou favorables. L'état d'équilibre est alors défini comme la résultante de divers couples antagonistes : milieu-déterminisme génétique, individu-communauté, état ancien - état futur...

Ce système présente des variations spatiales et temporelles.

La mise en œuvre de ces notions concernera en particulier l'écosystème pastoral.

(3) Ce sont là des données classiques aussi bien en pétrologie, en phytocénotique, en ethnologie, en archéologie préhistorique. Nous pensons que l'effort doit maintenant porter sur le traitement rigoureux de ces conceptions. On peut s'appuyer pour cela sur les principes et les méthodes de la thermodynamique.

4.1. La montagne se différencie de la plaine par le relief et l'altitude. *Le relief est un puissant facteur de diversification climatique, notamment par les dissymétries qu'il induit.*

4.1.1. TRAITS GÉOMORPHOLOGIQUES FONDAMENTAUX.

Les caractères de la tecto-orogénèse pyrénéenne font que les terrains sont — statistiquement — plus jeunes quand on passe du versant nord au versant méridional. Les terrains paléozoïques occupent au nord de vastes étendues, au sud, ils sont toujours limités et percent généralement la couverture mésozoïque ou tertiaire en boutonnières. Les étendues carbonatées dominent donc au sud. Ce fait ajouté à un climat beaucoup plus rude va dans le sens d'une augmentation des contrastes écologiques et de peuplement entre les deux versants.

L'étude de la répartition spatiale des grands types de relief et de la lithologie montre que plus on va vers l'ouest plus les roches non calcimorphes dominent. Comme par ailleurs l'hygrométrie augmente dans le même sens, les phénomènes de décalcification et de lessivage atteignent une rare intensité à l'ouest.

On peut donc distinguer un double gradient (ou tout au moins des variations écologiques s'ordonnant selon deux directions géographiques orthogonales) :

— un gradient d'accentuation écologique des caractères d'hygrophilie de la flore et des phytocénoses, vers l'ouest,

— un gradient de diminution écologique de ces mêmes caractères vers le sud.

Gaves et Nives au nord, rios au sud : deux systèmes hydrologiques très dissemblables, deux systèmes morphologiques de vallées sans points communs. La physionomie de ses vallées permet de caractériser d'une manière nette la Navarre montagnarde. L'orientation des vallées est sensiblement nord-sud, la direction des axes structuraux est fondamentalement est-ouest. Les vallées recoupent donc perpendiculairement les chaînons navarro-aragonais. A leur débouché hors des chaînons montagneux les rios traversent un dernier chaînon résistant et scient ces lames rocheuses très redressées : ce sont les *foces*. L'inadaptation du réseau hydrographique à la structure, cette « épigénie généralisée » (P. BARRÈRE) sont des caractères majeurs induisant des dispositifs phytotopographiques fort originaux. Ces structures physiographiques (orientation nord-sud des vallées, alternance de cluses et d'élargissements) commandent des variations écologiques (hygrométrie, thermométrie, éclaircissement...) responsable de la richesse et du caractère hétérogène des vallées navarraises.

4.1.2. DONNÉES CLIMATIQUES.

Les données climatiques générales, non plus que l'intégration des caractères climatiques par les végétaux, ne seront pas rapportées ici.

L'originalité du climat de montagne pyrénéen se manifeste surtout, dans l'optique écologique qui est nôtre, sous la forme de ce que nous proposons d'appeler la *structure réticulaire fondamentale*. Comme on l'a exposé ci-dessus, les unités tectoniques longitudinales sont recoupées perpendiculairement par de profondes vallées. L'ensemble détermine un quadrillage très visible en photographies aériennes. Cette disposition introduit dans le dispositif climatique général des modalités qui, se répétant régulièrement, peuvent être données comme typiques. L'axe orographique est modulé en crêtes et cols. Les cols tendent vers une certaine forme de profil d'équilibre du fait de l'évolution des pentes bordières. Pour une grande part la morphologie des cols commande la mécanique des vents. Au-delà du bassin supérieur de réception, la vallée apparaît comme une alternance de bassins intramontagnards et de défilés aux niveaux où les barres rocheuses des chaînons longitudinaux la traversent. Le débouché dans la vallée correspond le plus souvent à un changement de direction. Nos observations nous ont conduit à proposer un modèle graphique comportant trois types de points singuliers : les cols, le tracé des vallées, la muraille du front nord ou sud-pyrénéen. Une étude simplifiée de la mécanique des masses nuageuses et des vents a été réalisée selon le transect vallée de Roncal-vallée du Barétous. Une période importante est celle du vent du sud : vent sec à effet de foehn.

4.2. La difficulté dans toute étude géographique introductive à l'interprétation écologique du tapis végétal est d'éviter de focaliser celle-là selon une optique explicative « à tout prix ». Par contre on peut *a posteriori* proposer des corrélations phyto-climato-physiographique. Dans ce cas il faut bien prendre garde de ne « corrélérer » que des données appartenant à un même niveau d'observation. Dans nombre de travaux les auteurs établissent des corrélations explicatives entre telle limite végétale et tel isotherme ; quand il s'agit d'une frêle espèce herbacée, cette méthode n'est pas à l'abri de toute critique. C'est pourquoi nous n'avons pas donné à l'étude climatique introductive l'importance qu'elle a généralement dans les travaux de géobotanique. Il y a en outre une impérieuse raison supplémentaire : le caractère marginal des très rares stations météorologiques aurait donné un caractère illusoire aux extrapolations nécessaires dans un territoire aussi diversifié. Nous avons donc adopté la pratique inverse : étude détaillée préalable du tapis végétal et cartographie, interprétation climatique ultérieure avec indications de localisation des futures stations d'enregistrement légères du mésoclimat. Par contre l'étude de l'influence de la topographie a été privilégiée au niveau même des recherches de terrain.

5. L'esquisse des systèmes d'exploitation permet de révéler *l'impact humain sur le milieu montagnard*.

La notion de vallée est à la base de toute l'ethnographie pyréné-

néenne. Dans cette réalité géographique un équilibre agro-sylvo-pastoral diversifié s'était établi. L'intrusion de facteurs de destruction de ce système quasi autarcique au niveau de son fonctionnement a presque partout oblitéré le fait écologique et économique de la vallée. Un résumé de nos conceptions sera intégré à notre Prospective générale des Milieux orophiles. La pression anthropique y sévit de longue date, au moins depuis le néolithique. Cette période a vu à la fois l'épanouissement du pastoralisme et la naissance de l'agriculture. Les premiers défrichements font jaillir un véritable court-circuit écologique puisque, selon les termes de P. REY, ils mettent en contact « un *sol évolué* (celui qui résultait du fonctionnement d'un écosystème forestier...) et (d') un *climat pionnier...* ». Notons que « l'énergie ainsi libérée permet à l'homme une production orientée de biomasse artificielle dont le rendement initial est particulièrement intéressant, mais dont les rendements ultérieurs ne cesseront de diminuer, par appauvrissement sélectif des ressources nutritives du sol, tant que des techniques d'assolement ne seront pas mises en œuvre au delà du palliatif ancestral de la mise en jachère ».

6. *La notion de paysage.* Dans le langage courant — comme dans son acception scientifique — le vocable paysage implique une certaine échelle, c'est-à-dire un espace minimal ou, si l'on veut, un certain recul de la part de l'observateur. Un paysage est un certain espace géographique, ordonné en éléments disposés plus ou moins loin de l'observateur. Par définition donc le paysage n'existe que par l'observateur ; c'est une notion on ne peut plus subjective. Par quel processus de « distanciation » peut-on objectiver cette notion, comment peut-on envisager scientifiquement et utiliser cette notion ? G. BERTRAND propose de « tailler directement dans le paysage global tel qu'il se présente ». Il a affiné sa méthode en des publications successives très suggestives. Cette méthode donne de bons résultats sur le plan géographique mais sur le plan écologique, malgré son profond souci de dynamique, elle apparaît comme un peu rigide. Nous pensons qu'à côté, et en liaison avec ce courant de recherches, doit se développer l'appréhension réellement écologique — car écobio-cénotique — des phénomènes « naturels » dont le paysage nous donne un aperçu intuitif immédiatement utilisable. Nous donnons à propos des paysages karstiques du massif d'Anie et des espaces supraforestiers haut-souletins nos conceptions.

7. *Les problèmes de limites.* C'est là un des sujets les plus passionnants et les plus méconnus des sciences de la Nature. On peut observer soit des variations continues épousant la forme d'un gradient soit des variations discontinues (chorologiques, biocénétiques, écologiques, taxonomiques) ou quantiques. En systématique cela s'appelle des clines ou des écotypes. En phyocénotique il s'agit de lisières ou de clairières. L'effet de lisière au niveau des écotones est classique.

Mais quel est le déterminisme des limites entre complexes sylvatiques, à quoi correspond la limite supérieure des forêts ? Deux processus sont mis en œuvre : le déterminisme écologique ou les lois de la concurrence.

8. Les pages qui suivent donnent sous forme très condensée les résultats notables intégrés aux chapitres spécialisés. Ceux-ci sont la mise en œuvre pratique des préceptes théoriques évoqués ci-dessus.

STRUCTURES PHYTOCENOTIQUES

8. Elles englobent à la fois les phytocénoses supraforestières d'une part, et les communautés forestières, et leurs dérivés landicoles d'autre part. Les peuplements de pelouse et rupestres sont envisagés ailleurs.

9.1. L'étude monographique du massif karstique d'Anie a permis de définir le milieu supraforestier pyrénéen à sa limite occidentale, d'étudier la forêt claire de *Pinus uncinata*, de délimiter les phytocénoses, de préciser les limites occidentales pyrénéennes ou absolues d'espèces ou de groupements. Les aspects suivants ont en outre été traités : peuplement animal en relation avec le tapis végétal, mise en place du peuplement.

9.2.1. La liste des phytocénoses du massif a déjà été précisée (D. 1971 a, D. 1971 b) ; nous avons aussi publié une comparaison entre les communautés subalpines et alpines en séquence carbonatée et non carbonatée (D. 1971 l) ; enfin une étude de l'espace montagneux compris entre les Pics d'Anie et d'Orhy (D. 1972) et un panorama général de ces montagnes (D. Guide 1972) complètent le tableau.

9.2.2. Nous sommes ici en un point singulier où s'affrontent diverses tendances phytogéographiques. On peut y saisir les modalités du passage de la flore pyrénéenne de haute montagne à la flore atlantique au travers des irradiations cantabriques et méridionales. Nous avons également introduit l'expression de *pulvérisation cenotique*, sorte de météorisation qui fait que, à leur limite (géographique ou altitudinale), les communautés libèrent leurs espèces constitutantes ; celles-ci vont soit s'intégrer à d'autres groupements — elles prennent alors valeur de transgressives marginales —, soit se rassembler en pseudo-phytocénoses hétérogènes à valeur purement locale. Ceci montre bien que l'étude approfondie des problèmes chorologiques, écologiques et floristiques doit précéder la délimitation stricte des associations végétales.

9.2.3. Nous insistons sur l'opposition Est-Ouest et individualisons la *zone culminale*. La phytodynamique n'est pas la même

sur les crêtes et les versants. Notre étude biogéomorphologique des zones culminales haut-souletines le montre. Sur les crêtes on peut distinguer plusieurs micro-communautés à valeur climacique, sur les versants c'est la notion de toposéquence qui est mise en œuvre car la délimitation de communautés est illusoire. Contrairement à BRAUN-BLANQUET nous ne pensons pas que l'acidification totale soit un caractère alpin majeur. Il existe plusieurs équilibres possibles en fonction des conditions stationnelles qui deviennent prépondérantes en altitude. La théorie des polyclimax valable partiellement en plaine devient exclusive en montagne du fait des processus de concurrence (D. 1971 b). L'alpin est le domaine où la gélifraction est dominante, au subalpin la solifluction l'emporte.

9.2.4. On doit considérer la ligne Port de la Pierre Saint-Martin-Arlas comme la limite de continuité des peuplements supraforestiers à éléments boréo-alpins. Au delà s'observent des klipptes (au sens géologique du terme) subalpines, c'est-à-dire des pointements subalpins insulaires. C'est justement entre ces deux bornes : l'Anie et l'Orhy, dans cette zone de transition qui se montrent avec beaucoup de vigueur une pénétration méditerranéo-montagnarde et aussi des irradiations cantabriques (présence de *Saxifraga cuneata*). Si l'on peut distinguer dans cette zone d'ensellement biogéographique deux avancées antagonistes, c'est le front méridional pionnier qui va le plus loin possible vers le nord, jusqu'à la redoutable barrière écologique de la hêtraie ; le front septentrional lui, avec *Lithospermum gastonis* et *Euphorbia chamaebuxus*, ne pénètre que peu en terre navarro-aragonaise.

9.3. La planche 1 précise les types de contacts entre complexes forestiers et étendues supérieures. Dans le cas des étendues pseudo-alpines l'homme a mis délibérément en contact une communauté climacique complexe (la forêt de hêtre-sapin) et une communauté « artificielle » simplifiée (la pelouse pastorale) (4). L'aspect et le maintien de cette bande seront donc directement liés à l'intensité et la durée de la pression pastorale agissant sur elle. Dans quelque cas au contraire, ce sont les conditions physiographiques naturelles qui ont modelé cette « zone de contestation » (FLAHAULT). Un fait important et général est l'abondance des bouleaux et sorbiers. Cette frange arbustive est spécialement perceptible à l'automne par la vivacité des coloris qu'elle affiche. Cette frange marginale supérieure marque, pour nous, un seuil d'affaiblissement de la concurrence interspécifique et intercénotique des peuplements orophiles (D. 1971 e). La disparition de la hêtraie permet aux végétaux peu aptes à résister à la concurrence des feuillus sociaux de s'épanouir. La répartition de ces végétaux est commandée non par une apparente sténocécie mais

(4) Le terme de pseudo-alpin est utilisé ici en un sens particulier.

par des questions de concurrence. Ce palier altitudinal d'affaiblissement de la concurrence fait la charnière, dans nos montagnes entre le complexe montagnard hygrophile climacique et les peuplements à *Pinus uncinata*, dans les régions où ceux-ci sont bien représentés comme dans le massif d'Anié-Anielarra. Forêt dense multistratifiée, forêt claire à sous-bois d'arbrisseaux, landine dense, landine claire, étendues pierreuses faiblement végétalisées ... se succèdent en altitude faisant passer des communautés fermées (complexes homogènes) aux ensembles ouverts (complexes hétérogènes). La variable physionomique est la diminution progressive de la densité des peuplements et de leur hauteur. Il y a parenté physionomique avec l'effilochement de la végétation en bordure océane, en relation, en particulier, avec l'augmentation de la violence du vent. La lisière de la forêt claire subalpine souligne la limite extrême de possibilité actuelle de vie grégaire en altitude. L'analyse comparée des milieux rupestre et alpin a été publiée antérieurement (D. 1971 e).

9.4. L'étude de la forêt claire subalpine à pin à crochets a été réalisée ; description de l'environnement biologique du pin sur karst, granite, schiste, milieu tourbeux. De la distorsion entre les communautés compagnes de l'arbre, de l'allure souffreteuse qu'ont tous les bosquets de pin dans le massif karstique, du caractère insulaire de l'ensemble de son aire occidentale, on pourrait tirer l'idée que ces peuplements sont de caractère relictuel. On pourrait arguer que la plate-forme karstique abritait certainement l'arbre avant les glaciations car la hêtraie est habituellement très apte à coloniser efficacement ce genre de stations. Les conditions hygro-thermiques propres au massif (pluviométrie de 3 300 mm annuels à Ligoleta) pourraient admettre une limite supérieure locale très élevée pour la hêtraie. Si la hêtraie ne monte donc pas plus haut c'est qu'elle a été « barrée » par la présence du *Pinus uncinata*, lui-même favorisé et maintenu à l'état relictuel par un environnement karstique.

Les peuplements arborés sont toujours démographiquement très hétérogènes. Selon nos études, la structure démographique moyenne se répartit ainsi : pins jeunes (de 15 à 50 ans) 25 % ; pins entre 50 et 300 ans, 15 % ; pins âgés (de 300 à 500 ans) 60 %. Quelques très vieux arbres peuvent atteindre 7 siècles. Pour faire ces études nous avons mis à profit les sciages d'arbre (urbanisation touristique de la station de ski).

Nous attirons l'attention sur l'existence de « grands cimetières d'arbres ». Ce sont des peuplements morts perchés sur de hautes nefs rocheuses. Est-ce le fait de la sénilité atteinte précocement vers 4 siècles, de l'action de la foudre, d'un déséquilibre physiologique dû à une déficience du ravitaillement en eau ?

Le problème de l'individualisation d'une race spéciale de *Pinus uncinata* a été envisagé mais point résolu. Pour l'instant il est impos-

sible de faire part du déterminisme génétique et du déterminisme écologique.

9.5. HYPOTHESES SUR LA MISE EN PLACE DES PEUPLEMENTS.

Beaucoup de reconstitutions historiques de la mise en place de peuplements prennent sous la plume de leurs auteurs l'allure de « drames » au sens géologique du terme. Pour certains biologistes c'est le phénomène glaciaire qui occupe les esprits, séparant deux périodes : l'antéglaciaire et le post glaciaire. Pour quelques-uns l'époque glaciaire semble une résurrection des « Révolutions du Globe » et un prétexte à un catastrophisme digne de CUVIER. En toute chose le biologiste sait que le facteur temps a une vertu modélante qu'il s'agisse du temps chronologique ou du temps climatique. ⁽⁵⁾

Pour le territoire considéré nous ne disposons d'aucune information palynologique. La seule méthode restant utilisable est celle prenant appui sur la chronologie géomorphologique ; les résultats de VIERS (thèse de géomorphologie) sont utilisés comme point de départ. Notre méthode est évidemment inductive, elle va du tapis végétal actuel vers les époques passées. Deux auteurs (VAN DEN BERGHEN 1969, MONSERRAT-RECORDER 1971) ont insisté sur l'ancienneté probable de l'élément méditerranéo-montagnard dans le secteur. Les conceptions développées ci-dessous sont l'aboutissement théorique d'une étude personnelle préalable et détaillée.

Dans ces montagnes l'élément pyrénéo-cantabrique paraît actuellement autochtone ; c'est une impression d'allochtonie qui affecte par contre l'élément méditerranéo-montagnard. L'élément atlantique ne joue au-dessus des niveaux forestiers qu'un rôle très discret. Cependant l'eu-atlantique *Scilla verna* monte très haut (2 300 m) et dès qu'une décalcification superficielle intervient elle est omniprésente. La présence dans le massif de *Elyna myosuroides* et de *Sibbaldia procumbens*, plantes à signification boréo-alpine et chefs de file de communautés de hautes montagnes, a une très grande importance. Si au niveau de la plate-forme karstique, le *statu quo* de la mosaïque écologique et chorologique semble frappé d'une grande stabilité actuelle, il n'en est pas de même au niveau du flysch. Nous avons établi que dans les zones culminales du flysch entre l'Arlas et l'Orhy, la pelouse discontinue à l'allure steppique à *Festuca scoparia* supprime les faciès inféodés à *Nardus stricta*. L'élément méditerranéo-montagnard dont cette graminée est l'espèce repère progresse donc à la fois vers le haut et vers le bas limitant le champ d'extension des espèces et communautés atlantiques montagnardes et insularisant les vestiges boréo-alpins.

(5) Les événements de la période glaciaire sont évidemment très difficiles à déceler. Les faits indéniables reconnus laissent la place à des interprétations très différentes. Si dans une grande partie de l'Europe ces phénomènes ont « marqué » le monde vivant, il semble que le problème soit différent pour certaines portions montagneuses.

Les lieux actuellement occupés par la pinède à crochets étaient englacés mais d'importantes surfaces étaient émergées en manière de nunataks (VIERS 1962). Les phytocénoses actuellement inféodées occupaient-elles aussi ces positions ? La microclimatologie des nunataks : fort ensoleillement, forte réverbération, amplitudes thermiques puissante pouvaient convenir à l'élément méditerranéo-montagnard, thermophile, héliophile ou xérophile selon le cas. Cette survivance possible suppose l'existence dans le massif de cet élément, donc une installation ancienne, au moins fini-tertiaire. Le caractère actuellement hétérogène du massif pourrait s'expliquer par la juxtaposition d'éléments d'âge et d'écologie très différents. C'est alors la nature karstique du massif qui a permis la conservation de ce qui, étant kaléidoscope, est devenu mosaïque. L'écologie propre au karst combinée à un climat de type atlantique montagnard confère au massif d'Anie-Anielarra les attributs d'un milieu conservateur. La fin de la période froide et sèche tardiglaciaire a permis au tapis végétal sylva-tique de conquérir les étendues supérieures. D'après nos déductions l'oscillation maximale de la forêt hygrophile ne doit pas avoir dépassé une amplitude de 500 m. Au tardiglaciaire la pinède a vraisemblablement réoccupé les arres. A ce moment est né ce type de contact si original, décrit antérieurement. Pendant cette phase à intense gélifraction les conditions péri-glaciaires ont permis la main-mise des plantes arctico-alpines sur le massif. Pendant la phase de transition avec le quaternaire récent les méditerranéo-montagnardes ont pu reconquérir le massif. La douceur du climat actuel — nous faisons ici allusion au caractère régulateur de la pluviométrie élevée — permet la conservation de l'ensemble des éléments. La nature karstique du terrain a ordonné la végétation dans la partie inférieure en un paysage unique aux Pyrénées : celui des *bracas*. L'ensemble du massif est, au niveau pyrénéen, un *point singulier* (D. 1971 b), *véritable refuge* et *carrefour biogéographique*. L'abondance des endémiques dans le massif et le caractère hautement original de certaines phytocénoses fortifient cette manière de voir.

9.6. LES PAYSAGES KARSTIQUES.

Les rapports scalaires entre morphostructures (marginales et internes), morphosculptures et écotopes sont établis. Si le style tectonique du massif fournit la trame à la sculpture physique ou chimique (lapiaz...) c'est cette dernière qui donne à la fois une certaine physionomie minérale et un cadre au tapis végétal. Le caractère de contrastes physiographiques généralisés se retrouve dans la mosaïque végétale, laquelle, pour un niveau donné épouse, et même accuse, ces oppositions. Aux marges du massif, le peuplement végétal karstique butte sur des domaines tectoniquement, lithologiquement, morphologiquement différents. La marque glaciaire s'y inscrit autrement. Altérites et blocs ont tapissé les pentes ; le tapis végétal s'y diversifie en toposéquences de pelouses ou de landines.

Quelle échelle doit-on mettre en œuvre pour rendre compte de la diversité de la mosaïque végétale karstique ? Si l'on admet la réalité d'un paysage karstique, pour en exprimer la richesse, il faut utiliser des cartographies échelonnées. Prétendre saisir globalement cette diversité est illusoire. L'importance du trinôme *morphogénèse - tapis végétal - action humaine* varie selon les lieux ; le résultat est l'existence de toutes les transitions entre paysage naturel et paysage humanisé.

9.7. LA NOTION DE MILIEU EXTRÊME.

On peut remarquer à la suite de BONNET 1964 et avec BARAT 1969 que « plus les conditions d'un milieu sont extrêmes, plus faible est la diversité des espèces qui le peuplent (α) et plus grande est la fréquence des individus d'un petit nombre d'espèces dominantes (S ou V) ». Ceci n'est nullement une définition mais donne une possibilité de cerner mathématiquement, c'est-à-dire schématiquement, le problème. On sait que dans de telles conditions « plus un facteur devient défavorable, plus il a tendance à prendre d'importance ». C'est la loi des facteurs limitants ou loi de LIEBIG. Dans cette optique le karst est un milieu extrême : il abrite un peuplement très typé, paucispécifique, fait de plantes dont on peut très clairement saisir la distribution en phytocénoses élémentaires en liaison avec des facettes (écotopes) écologiquement définissables. Le facteur limitant semble être le ravitaillement hydrique. La rosée semble apporter un correctif efficace : percolation stomatique, prélèvements racinaires dans les fentes.

Notons que cette notion écologique de milieu extrême trouve aussi un champ d'application dans les problèmes de concurrence.

10. Les *peuplements* forestiers ont été envisagés selon une optique particulière : recherche de la distribution des essences, grandes lignes du dynamisme, problème des limites entre les diverses unités sylvatiques. Aux niveaux collinéens la notion de polyclimax rend très bien compte de la dynamique forestière limitée en altitude par la sylvie hygrophile. Les essences inféodées ont pour quelques-unes des éléments localisés du fait de la concurrence de la hêtraie. Le schéma théorique ci-joint (Pl. II) illustre le mécanisme du passage d'une essence dominante à une autre. Certaines régions privilégiées montrent la coexistence de plusieurs arbres. Elles évoquent des structures nodales à haute signification au sein d'une trame continue. Un essai de compréhension de la structure de la hêtraie sapinière au moyen de groupes écologiques a été tenté. Le problème des sapinières pures ne semble pas, à notre avis, être résolu. Selon nous, la plupart des forêts pyrénéennes occidentales ont, dans leur composition et extension, été presque totalement modifiées par l'homme. L'étude de l'évolution après une coupe forestière permet d'individualiser les

phases suivantes successives : phase graminéenne pionnière fugace hélio-acidiphile, phase sous-arbustive acidiphile semi-héliophile, phase arbustive longue à *Ilex aquifolium*, phase d'implantation significative des semis de hêtre, phase de futaie juvénile de hêtre, phase de futaie mûre à strate arbustive et à strate herbacée neutro-acidiphile. D'autres successions sont possibles spécialement en milieu carbonaté.

La figure (pl. III) correspond à une forêt colonisant une crête. Elle est soumise à de rudes conditions : foudre, vent, tornades. L'aspect général, la puissance et la diversité de l'attaque parasitaire ou de la symbiose donnent l'image d'un peuplement sénile. La communauté devient trop discontinue pour pouvoir tamponner écologiquement le milieu. Même dans un complexe sylvatique homogène, la diversité peut s'introduire localement ; elle a des causes internes ou externes.

Les résultats les plus nouveaux portent sur la répartition du chêne pubescent et du chêne sessile au versant nord, sur celle du chêne vert, s'infiltrant par les vallées navarraises vers la montagne, au sud.

La présence sporadique mais constante du Pin sylvestre au nord est pour nous la preuve de la loi de xérification générale intervenant après destruction anthropique de la hêtraie. Au sud, la pineraie de sylvestre couvre actuellement des territoires autrefois plus hygrophiles.

Les problèmes taxonomiques posés par le genre *Quercus* dans notre région corroborent les remarques de MONTSERRAT 1957 sur les chênes ibériques. La morphologie foliaire permet en particulier de déceler des complexes hybridogènes. Le concept morpho-choro-écologique d'espèce ne peut être utilisé que localement.

11.1. Les *communautés landicoles* posent des problèmes très complexes au niveau de leur délimitation et de leur dynamique. La notion de lande a été analysée antérieurement (D. 1971 c). Le tableau général ci-contre (Pl. IV) donne la classification générale retenue. Trois grands ensembles sont distingués : phytocénoses landicoles hygrophiles à Sphaignes, phytocénoses landicoles mésophiles, communautés landicoles atlantiques-montagnardes. Les relations schématiques entre communautés homologues atlantiques et méditerranéennes sont figurées ci-dessous (Pl. V). Les variations altitudinales et géographiques sont en outre esquissées.

11.2. La distinction de divers groupes écologiques (hydro-hélophytes, épishagnophytes, psammo-hélophytes...) permet à la fois d'évoquer la structure et la dynamique des milieux tourbeux. Le fait majeur est l'occupation optimale de l'espace. Parmi les types morphologiques reconnus c'est le type joncoïde qui semble le plus ancien ; il existe déjà chez les Psilophytales du Dévonien et est constamment lié à l'état palustre. Parmi les communautés voisines arbustives ou herbacées nous attirons l'attention sur la lande humide à *Molinia*

cærulea à allure spéciale et sur les marécages tourbeux à bouleaux. Ces derniers sont faunistiquement très riches, ils évoquent la forêt tourbeuse boréale et ont dû avoir une extension très grande dans nos régions au post-glaciaire ancien.

Il a été établi d'une manière indubitable que ptéridaie, arrhenathéraie et ulicaie sont des variantes anthropiques mésophiles d'une même unité. Le complexe de la lande mésophile doit son existence aux défrichements de piémont pyrénéen et sa diversification à l'action humaine. Des communautés très typiques comme les junipérais méritent d'être individualisées en raison de leur caractère subclimacique en certains lieux. Nous distinguons deux types de lande atlantique montagnarde selon l'abondance de *Genista occidentalis* ou *Daboecia cantabrica*.

Devant l'hétérogénéité de la plupart des relevés, nous avons été conduit à attribuer un rôle prépondérant à la plante dominante. Nous avons ainsi distingué : sarothamnaie, junipéraie, callunaie, ptéridaie, ulicaie, génistaie, vacciniaie, arctostaphylaie...

Nous conservons la distinction entre la lande et la landine. Celle-ci est le vicariant taxonomique et physionomique de celle-là aux niveaux subalpins.

Notre système typologique tient compte à la fois de l'humidité édaphique (en particulier du problème des oscillations de la nappe phréatique) et de l'humidité atmosphérique. L'une et l'autre ont une très grosse importance. Nous pensons enfin que les landes ont une origine primaire mais que leur diversification anthropique secondaire masque cette réalité. L'avènement d'un état landicole franc implique un blocage de la dynamique à un certain stade ; nous n'avons pu donner d'explications satisfaisantes des causes de ce blocage, à l'état naturel.

11.3. L'importance structurale et phytocinétique des Ericacées, le rôle majeur joué par les espèces de la tribu des Génistées sont un point essentiel. La diversification spécifique des Ericacées a permis qu'elles dominent les communautés landicoles jusqu'à leur limite altitudinale actuelle d'expression effective. Cette spécialisation de la famille pose clairement le problème plus général de la diversification taxonomique au regard du milieu écologique. Le rôle directeur joué par *Arbutus unedo* dans le maquis ajoute à la démonstration de l'adéquation — nous pourrions dire : de l'inféodation — de la famille au « milieu » landicole. Les espèces d'Ericacées couvrent toute la gamme des écotopes landicoles. Parmi les Légumineuses, c'est le genre *Genista* s.l. qui joue un rôle comparable, supplée en quelques cas par d'autres genres (*Spartium*, *Sarothamnus*, *Ulex*, *Cytisanthus*, *Cytisus*...)

Il y a évidemment coïncidence entre la répartition atlantique de la plupart des espèces directrices et la répartition des divers types de landes. Il semble cohérent de baser toute typologie sur les espèces

pré-citées. Celle-ci doit tenir compte en priorité des aires de répartition et établir les vicariances écologiques et chorologiques, planitaires et montagnardes.

11.4. Pour les espèces à aire étendue ou amplitude écologique large se pose le problème des subdivisions infra-spécifiques. L'espèce *Erica arborea* qui vit dans le maquis corse et monte à 2 000 m dans les montagnes cantabriques, dont l'aire est morcelée, ne renferme-t-elle pas plusieurs races ⁽⁶⁾ ? *Erica vagans* est un autre cas crucial.

11.5. Il est des convergences morphologiques étonnantes à tel point que certains couples morphologiques ont valeur de vicariance : *Sarothamnus scoparius*, *Genista cinerea* et *Spartium junceum* ; *Genista occidentalis* et *G. horrida*.

11.6. La concurrence n'intervient qu'entre les végétaux typiquement landicoles ; pour les autres la lande est un milieu ouvert, à faible concurrence, susceptible d'accueillir un lot diversifié de compagnes. A partir des landes typiques (dominance des Ericacées, sol acide de type podzolique, lessivage important dû à de fortes précipitations, répartition eu-atlantique) on peut reconnaître des phénomènes d'appauvrissement (par coalescences phytocénétiques et disparitions floristiques) et de passage vers des communautés homologues latéméditerranéennes puis méditerranéennes ou montagnardes.

12. Nous définissons la forêt comme le complexe écobiocénétique atteignant à la fois : *structuration maximale*, *grande stabilité*, *productivité optimale*.

L'effet de masse joue à plein au niveau des complexes homogènes doués d'un fort pouvoir d'expansion par modification et ajustement du milieu à leur propre convenance. A celui-là s'ajoute l'effet de groupe. L'un et l'autre sont des réactions homotypiques, c'est à-dire des coactions (au sens de CLEMENTS et SHELFORD 1939) intervenant entre individus de même espèce. Dans cette optique on peut concevoir que les marges des complexes homogènes peuvent devenir des fronts pionniers susceptibles de fluctuations progressives aux dépens des complexes hétérogènes à faible homéostasie, donc beaucoup plus vulnérables. Ces remarques peuvent amener à renouveler la connaissance des rapports entre les limites des grandes communautés et le milieu. Toutes ces limites ne sont pas exclusivement écologiques mais, souvent, concurrentielles. De ce fait les corrélations ombro-thermiques, valables à petite échelle perdent de leur fidélité explicative à grande échelle ; alors, leur utilisation dans une perspective non plus cartographique mais phytocinétique devient problématique. Selon le cas, la progression de l'onde sylvatique peut précéder ou suivre à retar-

(6) Peut-être ne peut-on individualiser des races que si l'on considère l'ensemble de l'aire, très étendue pour cette espèce.

dement la modification climatique, le retentissement de celle-ci ne se traduisant pas de la même manière au niveau des complexes homogènes et hétérogènes.

Par rapport aux communautés sylvatiques, les communautés landicoles ne peuvent être définies que par des caractères négatifs : faible homéostasie, grande instabilité, faible cohésion interne. Le problème de la productivité est différent. Quand l'homme intervient, la productivité peut être forte. Les ptéridaies typiques représentent un cas extrême : leur maintien est conditionné par la fauche annuelle, la matière produite est totalement exportée. C'est donc un peuplement totalement instable et artificiel. L'absence de parasites de la fougère aigle est un signe qui ne trompe pas.

Le parasitisme et l'épiphytisme, si typiques des milieux forestiers, sont pratiquement inconnus des milieux landicoles francs, exception faite des *Cuscuta*, cécidies ... Encore ce parasitisme est-il peut-être récent ? Les milieux landicoles marginaux, hygrophiles ou méso-xérophiles (Junipéraies, Buxaies...) ont une stabilité plus grande. Le parasitisme n'y est pas inconnu. Citons les deux cas les plus curieux : celui de *Arceuthobium oxycedri* (Loranthacées) sur les *Juniperus*, celui de *Strigula nitidula* lichen épiphyllé sur *Buxus sempervirens*. Le parasitisme est souvent l'indice d'une grande ancienneté des hôtes. Il peut conduire à attribuer à certaines junipéraies et buxaies un caractère localement sub-climacique. C'est le cas des junipéraies de forte pente sur flysch, à lithosol d'érosion. La spécialisation du genre *Juniperus* (*communis oxycedrus*, *phaenicea*, *sabina*, *thurifera*) pour les stations fortement érodées (anthropiques ou climatiques) milite en faveur de notre manière de voir.

Au niveau des contacts forêt-lande, l'effet de lisière joue à plein. Pour les animaux forestiers, l'écotone sépare souvent trophotope et génotope.

Ces quelques notations ne doivent pas faire perdre de vue que les milieux forestiers sont, du point de vue de l'écologie générale, encore très mal connus, en raison de leur diversité et de leur complexité.

ECOSYSTEME PASTORAL

Nous désignons par cette expression l'écosystème dont les herbivores montagnards domestiques sont le pivot. Une première analyse structurale en a été publiée (D. 1971 g) ; des articles complémentaires ont précisé certains aspects marginaux (D. 1971 h, i, 1970 d).

13.1. L'écosystème pastoral répond bien à la définition d'un écosystème : communauté d'êtres vivants (biocénoses) intégrée à un environnement écologique original et contractant avec celui-ci des liens étroits.

A la différence de l'écosystème forestier le plus stable, c'est un ensemble totalement labile, car œuvre entièrement humaine. Il existe bien à l'état naturel des communautés d'herbivores (isards...) mais, dans nos régions, aucune n'est capable de modeler, sans l'aide humaine, la nature à un tel point ⁽⁷⁾. Ici l'instabilité retentit sur la dynamique : les maillons constitutifs ont contracté avec le temps des relations si fortes que le moindre déséquilibre passager prend des proportions nouvelles orientant la dynamique dans un sens différent. Nous avons la chance de posséder dans les montagnes basques à l'est de l'Anie, et spécialement en Haute-Soule, un écosystème pastoral à peu près intact. Il a traversé les temps, depuis le néolithique jusqu'à cette période du ^{xx}^e siècle, sans grands changements mais il est peut-être à la veille d'être déstructuré. A l'ouest de la Haute-Soule subsistent des îlots archaïques typiques mais à l'est le pastoralisme traditionnel a pratiquement disparu. Ce sont là autant de bonnes raisons qui nous ont amené à orienter nos recherches dans une voie que nous pensons être nouvelle.

Le point de vue retenu ici est encore la mise en évidence des relations entre les divers éléments. C'est donc un point de vue analytique qui a été adopté mais cette démarche permet de soupçonner que du point de vue de l'écologie quantitative l'écosystème pastoral représente une manière de chef d'œuvre. On doit retenir comme caractère principal la netteté et la vigueur des liaisons écologiques et biocénotiques mises en jeu. Le problème se situe au niveau du chaînon producteur primaire-herbivores. Le déplacement des herbivores montagnards de la plaine vers la montagne, et vice-versa, permet de distinguer la fourniture végétale estivale de la provende hivernale. L'écosystème pastoral contracte donc des liaisons spatio-temporelles avec la plupart des écosystèmes montagnards et de piémont, encore que l'évolution moderne du pastoralisme ait modifié la nature ou l'intensité de ces rapports. Cette mobilité dans l'espace caractérise très fortement l'écosystème étudié ; elle force à privilégier l'aspect fonctionnel. Il faudrait introduire une typologie générale des écosystèmes permettant de mettre en relief cette originalité. La loi générale d'économie, c'est-à-dire d'exploitation la plus intense possible des ressources et potentialités du milieu, a été accrue ici par l'action directive humaine.

L'étude de cet écosystème permet aussi d'étudier la nature des rapports écologie-ethnologie et écologie-économie soit de relier le passé à la prospective moderne.

13.2. UN ÉCOSYSTÈME HOMOGENE A FORTTE COHÉSION INTERNE.

La notion d'équilibre se confond ici avec celle de plus grande

(7) Peut-être les populations naturelles anciennes d'isard avaient-elles une action notable qu'il nous est, à l'heure actuelle, impossible d'apprécier ?

productivité. Celle-ci ne peut être obtenue que par un contrôle efficace (maintien en deçà des seuils néfastes) des facteurs limitants de l'éco-système et une utilisation la meilleure possible de l'onde végétative intégrée en modulation énergétique. Le déplacement dans le temps et dans l'espace des herbivores montagnards est conditionné par les paramètres climatiques (dénéigement, enneigement et froid automnal) ; des stades progressifs ou de repli marquent la variation périodique climatique annuelle, mais avec un certain décalage. Cette progression à déterminisme trophique piège les consommateurs mobiles intégrés à l'écosystème (D. 1970 d) : grands rapaces charognards en particulier. Les déplacements de ceux-ci sont calqués sur les transhumants. La perpétuation de cette liaison rapaces-charognards est le meilleur indice de la bonne santé du pastoralisme pyrénéen occidental.

13.3 UN ÉCOSYSTÈME MILLÉNAIRE A IMPORTANTE ACTION MORPHOGÉNÉTIQUE.

Des publications récentes ayant minimisé ou méconnu l'action des animaux dans la biomorphogénèse d'autres régions pyrénéennes, nous avons inauguré, pour l'occident pyrénéen, ce type d'investigation. La part de la figuration périglaciaire, celle d'origine animale ont été précisées. Une attention particulière a été portée à l'étude de l'espace montagneux culminant entre l'Orhy et le Soum de Lèche. A cette altitude a été reconnue comme prépondérante l'action des micromammifères et des étages d'activité bio-climato-morphologiques ont été distingués, montrant les domaines d'efficacité et de synergie des actions animales de fouissage et des actions physiques (gélifraction, cryoturbation, éolisation, solifluction ou gélifluxion).

<i>Altitude</i>	<i>Actions animales</i>	<i>Actions physiques</i>
2 000 m et	Presque nulles Subordonnées	Seules actives Prépondérantes efficaces
1 500 m	Prépondérantes actives	Subordonnées
1 000 m	Prépondérantes inefficaces	Presque nulles
500 m	Nulles	Nulles

Un point important est l'opposition entre la zone des crêtes et celle des versants. VIERS 1962 a bien établi que ceux-ci, du côté nord sont figés ; le plus bel exemple est sans doute le prodigieux amphithéâtre gazonné de Betçula. La solifluction ici n'a pas joué en grand et ne joue pas. La circulation millénaire du troupeau a martelé les gradins de ce gigantesque cirque en pelouse. C'est ici le règne de la stabilité morphologique. La maigre végétation dominée par le nard et la callune semble stoppée dans son dynamisme. Sur les crêtes au

contraire c'est la diversité qui triomphe, une diversité modulée en dynamisme palpable. A l'échelle du millénaire l'évolution se fait en vagues, en rafales. Le point important est le dynamisme conquérant de *Festuca scoparia* progressant au détriment de la nardaie. Il n'y a pas là évolution linéaire vers un climax de dégradation mais des séquences de durée et d'intensité différentes selon les points du profil, c'est-à-dire la pente. C'est sur ces crêtes qu'il faut chercher la clé de la phytodynamique de nos montagnes car des vestiges diachroniques et synchroniques s'y montrent. Ici l'évolution du tapis végétal va vers la diversification, la spécialisation de communautés temporaires au regard de conditions particulières.

Nous avons aussi étudié le problème des buttes, considéré comme classé par la plupart des auteurs. Ces buttes seraient d'origine périglaciaire. Or nous avons non seulement établi qu'il existe des buttes en des lieux où les phénomènes périglaciaires n'ont guère de pouvoir modelant mais encore nous avons montré qu'il existe plusieurs types de buttes, jamais encore décrits. Notre exposé montre que le problème des buttes reste en partie ouvert, précisément en ce qui concerne la genèse des buttes périglaciaires dont nous ne connaissons personnellement aucun exemple probant. Pour les autres types l'action animale est prépondérante ou se conjugue avec des actions physiques très localisées dans le temps (période de fusion nivale).

13.4. UN ECOSYSTEME EXPLOITANT UN TAPIS VEGETAL DIVERSIFIE.

Considérons la phytodynamique induite par la pression pastorale agissant sur le tapis végétal. On peut opposer les modalités hivernales aux modalités estivales. En été, la pression est très forte, régulière, prolongée, de type « statique » ; en hiver, dans le système traditionnel, la pression pastorale commande la diversification des principaux types de communautés dans le cadre de liberté conditionnée par les toposéquences et le stock floristique potentiel ; dans le second cas, la pression pastorale n'est pas apte à contrôler la dynamique d'ensemble des communautés de piémont ou de plaine que fréquentent les ovins. Il y a, à cela, une raison évidente qui est celle de la durée : les moutons sont présents en été sur les pelouses dès la poussée végétative et ils y demeurent jusqu'à la fin de cette saison, en plaine la plus grande partie du cycle végétatif végétal échappe aux ovins.

Une esquisse des communautés pyrénéennes de pelouse est donnée. Les fétuques (*Festuca supina*, *eskia*, *scoparia*, *spadicea*) et le nard (*Nardus*) y jouent un rôle directeur. Le couple écologique *F. scoparia* *F. eskia* et le nard dominant dans notre territoire. Ces problèmes n'avaient jamais été abordés ici. Pour délimiter les unités, certains auteurs utilisent les techniques phytosociologiques, d'autres tentent un traitement mathématique (Roux 1971) de recherche des coefficients d'affinité. Aux conceptions déterministes (individualisation d'unités

nettes) nous préférons substituer des conceptions probabilistes plus en rapport avec l'écologie et la chorologie. Les concepts de *toposéquence* sont mis en œuvre. Nous nommons ainsi la *variation corrélative de la couverture végétale et de la physiographie, variation graduelle sous l'influence de facteurs écologiques distribués selon un gradient*. Les schémas ci-joints (Pl. VII) figurent ces idées. Les rapports des nardaies occidentales et des communautés chionophiles franches des Pyrénées Centrales sont établis et les types de nardaies de dolcines dégagés (D. 1972). Les pelouses du cirque d'Azun, celles de Haute-Soule ont permis de préciser l'allure des communautés à *Festuca scoparia* ou *Festuca eskia*. Des observations sur l'éthologie de la croissance de ces graminées ont permis de montrer leur comportement phytodynamique en terrain plat et en terrain pentu soumis ou non à la solifluction. Les idées de MONTERRAT-RECORDER sur la nécessité de maintenir un surpâturage sélectif et échelonné pour éliminer le nard et favoriser les bonnes plantes fourragères ont été reconnues valables. Enfin le problème de l'écobuage a été discuté à l'aide de travaux expérimentaux (JUSTE et DUTIL 1967) récents.

On a montré à propos de la nardaie que, au contraire des complexes forestiers stables, les phytocénoses pastorales intensément exploitées évoluent vers un peuplement structuralement simplifié. Pour le maintien en état des pâturages on doit préférer l'action biologique ancestrale, économique, efficace et durable à l'intervention chimique (amendements) spectaculaire mais dispendieuse.

13.5. UN ECOSYSTÈME AYANT FAÇONNÉ L'ETHNOLOGIE DE LA MONTAGNE.

Ici mieux qu'ailleurs, on peut, grâce à la recherche écologique intégrée, faire la synthèse de la part humaine et de la part « naturelle ». Pour l'essentiel, les paysages montagnards pyrénéens, sauf aux altitudes extrêmes, sont œuvre humaine. Nous montrons au Livre VII que les ethno-structures pyrénéennes peuvent très bien s'expliquer en terme d'écologie. Une des activités privilégiées du montagnard est le pastoralisme ; il y trouve ressources et raison de vivre.

13.6. UN ECOSYSTÈME A LA VEILLE DE SA DESTRUCTURATION.

Il est des indices qui ne trompent pas : régression depuis les précédentes décennies de la population des grands rapaces charognards, au niveau pyrénéen, dilution des petits troupeaux... Nous avons fait une étude précise préliminaire des rapports entre grands rapaces pyrénéens et écosystème pastoral (place dans la pyramide trophique et distribution actuelle, rapports phénologiques au sein de l'écosystème, étude de la troisième colonie de vautours pyrénéenne que nous avons découverte).

Les responsables qui modèlent actuellement le pastoralisme moderne doivent tenir compte des structures anciennes à résonnance écologique sinon il y aura autant de différences entre la manière ancienne et les nouvelles pratiques qu'entre une plantation d'arbres et une forêt ! Nous pensons que la modernisation inéluctable du pastoralisme, si elle s'appuie sur de solides principes écologiques, doit permettre sa perpétuation.

13.7. Cette étude — dont nous n'avons rapporté ici que la trame —, de nature à la fois exploratoire et qualitative en un domaine qui, à notre connaissance, n'avait guère été envisagé de manière très synthétique, trouvera naturellement des prolongements quantitatifs. Nous admettons l'hypothèse selon laquelle les interactions aux divers niveaux, entre les éléments structuraux de l'écosystème, peuvent se quantifier. On peut établir des rapports numériques entre la charge pastorale et la phytodynamique des territoires considérés, entre le contingent numérique d'herbivores domestiques et la population maximale possible de charognards... Ces problèmes de *quantification de la pression pastorale* sont des thèmes purement écologiques ; ils trouvent néanmoins des prolongements économiques évidents mais ceux-ci sortent de nos compétences de chercheur. Il serait intéressant d'étudier le pastoralisme (écologie et ethnologie) au niveau européen. Il est curieux de constater que pour la partie sud, le pastoralisme traditionnel le plus pur a persisté dans ce réduit montagneux pyrénéen occidental qui est aussi celui où vit le peuple basque. Nul doute que, pour les divers aspects évoqués, il ne s'agisse d'une position de repli. L'histoire des peuples des vallées pyrénéennes se confond avec celle de la défense des pâturages de la communauté ; l'histoire du pastoralisme pyrénéen sous l'angle écologique n'a pas encore été écrite. Pourtant, depuis 7 siècles, à l'ombre du puissant massif karstique d'Anie-Anielarra, au Port de la Pierre Saint-Martin, montagnards roncalais et barétounais renouvellent chaque année le traité d'entente entre les deux vallées. Que le « Paz aban » du plus vieux traité pyrénéen en usage retentisse encore dans les terres où l'écosystème pastoral est toujours vivant, constitue, pour l'écologiste de la montagne, un puissant encouragement à poursuivre ses recherches !

PHYTOENDEMISME ET HISTOIRE DU PEUPLEMENT

14.1. Le point de vue ici adopté est particulier. Nous avons dans les chapitres précédents considéré le végétal sous l'angle communautaire. Dans un travail précédent (D. 1971 b.) nous avons suggéré que la notion de phytocénose a des limites et que, passé un certain seuil, l'étude individuelle des espèces doit prendre le relais. Il s'agit ici de considérer l'environnement écologique au travers des plantes et non de supposer *a priori* qu'elles intègrent les divers paramètres du

milieu. Notre matériel d'étude est le genre pyrénéo-cantabrique *Petrocoptis*. Celui-ci nous a permis en outre de réfléchir sur les rapports entre l'endémisme et l'habitat rupestre. Mais l'essentiel demeure la compréhension des rapports entre l'Ecologie et la Taxonomie.

14.2. Le document fondamental concernant ce genre est l'article de ROTHMALER 1942. Cet auteur fit une œuvre de pionnier et le tableau qu'il donne est séduisant à bien des égards. Il divise le genre en deux sections : *Petrocoptidella* : feuilles minces et tendres, graines lisses et très brillantes, cellules épidermiques à contours peu tourmentés et points de suture peu profonds, poils de l'arillode longs, minces, cylindriques et frisés, et répartition occidentale (*P. grandiflora*, *viscosa*, *glaucifolia*, *pyrenaica*, *hispanica*) ; *Petrocoptidon* avec deux espèces (*P. crassifolia*, *pardoi*) à caractères inverses. La première section est divisée en deux sous-sections : *Microspermae* et *Macrospermae*, celle-ci comptant uniquement l'espèce *hispanica*. MERXMULLER et GRAU 1968 montrent la relativité de certains caractères retenus comme déterminants par l'auteur de la monographie princeps. Ces auteurs nomment une nouvelle espèce : *P. wiedmannii* et abandonnent le binôme *P. glaudifolia*. Enfin, DE BOLOS et RIVAS MARTINEZ 1969, à propos de la découverte d'une nouvelle espèce des Pyrénées catalanes (*P. montsicciana*), admettent l'existence de deux sections : *Microspermae* (*P. wiedmannii*, *viscosa*, *lagascae*, *grandiflora*, *pyrenaica*) et *Macrospermae* à graines de taille supérieure à 1,3 mm et distribution orientale (*P. hispanica*, *crassifolia*, *montsicciana*, *pardoi*). Des renseignements épars sont en outre contenus dans diverses publications

14.3. C'est en 1962, à la base des puissantes falaises d'Iparla, que nous fîmes connaissance avec le *Petrocoptis pyrenaica*. Depuis nous avons étudié la totalité des espèces pyrénéennes et examiné des échantillons des espèces cantabriques. Il nous est apparu très vite que les brèves études antérieures étaient sommaires, évasives ou muettes sur bien des points importants. Ces études ont été faites pour la plupart sur du matériel d'herbier. Nous avons tenu à étudier de préférence du matériel vivant prélevé dans diverses populations. Nous pensons que, pour l'instant, les efforts doivent porter sur l'étude minutieuse de ces populations. Nos résultats portent essentiellement sur les espèces pyrénéennes ; l'étude *in situ* nécessitant de longs déplacements sur un territoire très vaste nous a rendu impossible pour l'instant des recherches détaillées dans les contrées cantabriques.

Quelles sont les méthodes utilisées ? Nous avons dressé un tableau de tous les caractères se manifestant dans le genre étudié. Certains sont liés positivement (présence simultanée), d'autres s'excluent, d'autres semblent indépendants. Certains sont adaptatifs, d'autres sont à déterminisme génétique. On peut tenter de discerner aussi les caractères ancestraux (archétypiques) des caractères secondaires (évolués). Dans ce dernier cas nous avons utilisé les caractères épider-

miques qui ont une « bonne mémoire évolutive ». Nous appelons caractères exprimés l'ensemble des caractères actuellement visibles dans les diverses populations ; d'autres existent à l'état potentiel mais leur manifestation est contrariée par des causes écologiques (rythme nycthémeral, photique...) ou génétiques (récessivité masquée à l'état diploïde par une dominance). Nous pouvons de la même manière reconnaître des combinaisons exprimées et des combinaisons potentielles. Ce dernier cas permet de décrire des espèces n'existant pas ou que l'on n'a pas encore distinguées. En l'absence de la reconnaissance sur le terrain de toutes les combinaisons il s'agit là d'un jeu théorique, artificiel mais non absurde. Ainsi conçue la taxonomie acquiert une vitalité nouvelle : synthèse évolutive (ontogénique et phylogénique) éthologique et biologique de la diversité végétale. Nous avons déjà consacré deux publications aux *Petrocoptis* (D. 1970 a et 1970 c) et publié une carte de répartition (D. 1969 a). L'extrême rareté des figures publiées, la fâcheuse concision de certaines diagnoses, l'optique très étroite ayant présidé à l'élaboration de certains travaux anciens nous ont obligé à reprendre à la base la plupart des problèmes.

14.4. Nous donnons ici, sous forme très condensée, nos conceptions. Sept caractères conjugués nous permettent de définir la forme typique du *P. pyrenaica* ; elle vit sur les rochers nus des Pyrénées occidentales septentrionales. Les variations autour du type sont très nombreuses. Nous n'avons retenu, pour l'instant, que les variations évolutivement ou écologiquement significatives. Nous distinguons une forme *orophile*, des populations crassiphylliennes (*P. pyrenaica* var. *crassifolia-iparlensis*) et des populations viscoséennes (*P. pyrenaica* var. *viscosa-vasconensis*). Si j'avais suivi l'exemple de certains de mes devanciers, j'aurais pu ériger en espèce et en sous-espèce les taxa précédents. L'essentiel est de conserver de grands ensembles et la pulvérisation, quand elle ne s'assortit pas de la compréhension profonde de la complexité des phénomènes n'apporte pas que de la clarté. En plus des termes de forme et population, j'emploie le terme d'*aberration* — d'un usage courant en entomologie — pour désigner une variation significative mais isolée. Telle est en particulier l'*aberration* (= ab.) *stolonifera*. La planche ci-dessous (Pl. x) donne à titre d'exemple quelques dessins descriptifs. L'étude du groupe polymorphe de *Petrocoptis hispanica* ne peut se séparer du support géographique. Ce groupe offre diverses populations faisant le passage entre *P. pyrenaica* type et *P. crassifolia*. Les populations de la vallée d'Anso montrent que les caractères morphologiques et anatomiques varient dans le même sens que les paramètres écologiques dans cette vallée typiquement méridionale. La Pl. ix donne une illustration de ce fait. L'étude des populations de la Foz de Lumbier et de la Peña de Oroel-San Juan de la Peña confirme l'hétérogénéité du groupe. Le complexe de *P. crassifolia* est très bien caractérisé. *P. montsicciana* fait la transition avec *P. pardoï* qui est l'espèce la plus thermophile du genre.

14.5. La considération des morphoses et aberrations, les observations éthologiques et ontogéniques, l'étude des dissymétries nous a permis de résoudre le problème de l'apparente opposition entre groupe à rosettes et groupe sans rosettes. La considération de la dualité foliaire fournit un repère. Les rosettes sont des groupes de feuilles spatulées (lesquelles sont toujours opposées) portées par des tiges sans entre-nœuds ; ce sont donc des pseudo-vercilles. La désolidarisation par étirement des pseudo-rosettes donne des stolons. La production des stolons peut être mise, éthologiquement, en rapport avec la progression sur les parois, par analogie avec ce qui existe pour les rhizomes des Hymenophyllacées. Or les stolons sont dominants dans le groupe *montsicciana-pardoï* qui est le plus thermophile. Il s'agit là d'un excellent caractère adaptatif ; on peut entrevoir la possibilité de fixation génétique d'un trait éthologique adaptatif. Il y a donc équivalence entre pseudo-rosettes et stolons et divers stades d'étirement peuvent s'observer en corrélation avec d'autres variables.

Les diverses variations observées dans les espèces pyrénéennes du genre correspondent souvent à la surrection de caractères génériques ou supra-génériques latents, dans des populations hétérogènes, géographiquement ou écologiquement définies. Ces variations sont la cause d'un microendémisme très frappant. Ce qui fait la difficulté de l'étude de ce genre c'est le fait que les variations taxonomiques vont dans le sens des variations écologiques, c'est-à-dire — ici — géographiques. Distinguer ce qui revient à la génétique de ce qui est purement étho-écologique est souvent délicat. Ceci nous a amené à privilégier, pour nos investigations préliminaires, le fait géographique de la répartition, à ne retenir que les grandes espèces chorologiquement distinctes et à situer les diverses populations par rapport à celles-ci. Si on peut distinguer et figurer cartographiquement à l'échelle du 1/1 000 000^e ces mégaspèces, à l'échelle du terrain, c'est la réalité d'un continuum taxonomique qui sera l'évidence. La poursuite de nos recherches vers les Monts Cantabriques nous permettra de tester la valeur des conclusions retenues et des hypothèses émises sur la structure et l'évolution du genre. Le résultat le plus nouveau est sans doute d'avoir retrouvé dans le complexe *Petrocoptis pyrenaica* la plupart des variations caractérisant les autres espèces.

15.1. Nous avons brièvement replacé ces recherches dans le cadre général des communautés rupestres, spécialement pyrénéennes. Les milieux rupestres typiques sont généralement considérés comme des stations refuge. Il y a isolement soit phytocénotique soit géographique (populations localisées dans des vallées différentes). Nous avons antérieurement fait remarquer (D. 1971 e) qu'il y a, en apparence, deux tendances contradictoires au sein de la génétique des plantes rupestres. Le pourcentage d'endémiques y est important. Dans beaucoup d'esprits le terme endémique signifie : relique, vestiges des âges anciens figés dans leur stabilité. Or les données de la génétique des populations

montrent que pour les petites populations la dérive génétique est d'autant plus grande. Nos observations montrent que c'est souvent le polymorphisme qui est la règle en milieu rupestre, du fait de l'isolement. Ce dernier permet une plus grande recombinaison génique. On sait par ailleurs que pour certains auteurs (VANDEL, GAVAUDAN...) le polymorphisme est une phase de jeunesse dans l'évolution (typogénèse). Ce schéma de la typogénèse comporte les phases suivantes : polymorphisme initial et larges potentialités écologiques, phase de spécialisation avec fixation des caractères « spécifiques ». Mais ne pourrait-on distinguer en outre un polymorphisme génétique secondaire ?

15.2. Un biotope rupestre très original est celui des abris sous roches. Ceux-ci sont de véritables enclaves dans des milieux très diversifiés. Une étude particulière en est donnée. Elle nous permet d'insister à nouveau sur l'importance de la diversification topographique dans l'accentuation de l'hétérogénéité écologique et historique des peuplements orophiles.

ECOBIOCENOTIQUE ET BIOGEOGRAPHIE

16.1. Par l'expression écobiocénotique il faut entendre, à titre provisoire : *délimitation des grands ensembles écologiques et faunistiques selon la variation du tapis végétal.*

L'onde printanière de développement végétatif s'élève peu à peu en altitude selon les versants de la montagne théorique idéale. Le déneigement est, pour les hautes terres, le facteur à incriminer. Cette fusion nivale ne se fait pas simultanément pour tous les points situés à altitude égale mais on peut tout de même écrire une loi générale valable pour des points moyens. Dans ce cadre général pourront s'inscrire les modulations induites par la topographie, l'exposition... A altitude égale, la neige fondra plus vite en milieu ouvert qu'en milieu fermé forestier franc. De même les complexes forestiers septentrionaux sont libérés bien avant les étendues supra-forestières.

Le végétal intervient en tant qu'élément fournisseur de nourriture et en tant qu'élément participant à une certaine structure. Producteur primaire par la photosynthèse, il conditionne la répartition des divers trophotopes animaux. Générateur de certaines physionomies typiques il offre aux animaux une vaste palette d'habitats possibles où l'abri ou la reproduction seront possibles. En montagne, trophotopes et génotopes sont rarement confondus territorialement. Mammifères et oiseaux permettent d'illustrer assez clairement l'essentiel de l'écobiocénotique montagnarde.

Le schéma (Pl. XI) montre que nous avons distingué un certain nombre de complexes écobiocénotiques. Nous distinguons les écotones de premier ordre des écotones de second ordre. On peut admettre

comme fait général qu'un territoire est faunistiquement d'autant plus diversifié qu'il est riche en écotones.

L'onde trophique démarre plus tôt au sud qu'au nord mais elle s'étale davantage au septentrion. Certaines années défavorables ce décalage est mis à profit par les migrations de versants.

Les zones les plus productives sont les lieux à la limite supérieure de la forêt « dense » montagnarde. Elles jouissent à la fois d'une hygrométrie élevée et d'un bon ensoleillement (*effet de serre*). Là existent les sorbiers, raisins d'ours, myrtilles, groseillers, très productifs. Les clairières présentent aussi des conditions comparables et là abonde le sureau à grappe. Au-dessus des étendues où le tapis végétal domine sur les étendues minérales, les conditions d'ensoleillement sont théoriquement idéales mais le manque d'eau et d'autres éléments constituent des facteurs limitants.

16.2. La forêt de hêtre-sapin est trophiquement pauvre, aussi intervient-elle, pour les consommateurs primaires, essentiellement comme génotope. Par contre, les mammifères de taille moyenne y trouvent l'essentiel de leur nourriture, parmi les oiseaux ou mammifères herbivores de taille petite ou moyenne. Ceux-là ont une activité nocturne inverse de ceux-ci.

Le caractère essentiel du milieu forestier montagnard est l'existence de plusieurs strates et aussi d'être un milieu fermé. Au-dessus de lui on passe très rapidement à des communautés monostrates bien moins capables d'abriter ou de dissimuler des animaux. Il se peut par contre que ces lieux soient bien plus riches en petits mammifères.

Les problèmes de physionomie des communautés végétales sont très importants. TANGUY (in D. Guide 1972) a pu noter que si l'alouette des champs niche dans la lande mésophile à fougères, c'est parce que au printemps, avant la pousse de ces dernières, elle a un aspect de pelouse. Ceci justifie l'utilisation partielle des critères physionomiques dans un ouvrage destiné en partie à servir de support à une étude détaillée.

Tous les montagnards savent bien que les halliers à buis ou les brousses à coudriers sont des refuges à sangliers ou à ours. Ce sont sans doute les oiseaux qui permettent le mieux d'établir la liaison avec la physionomie de l'habitat.

Les animaux typiquement hygro-sylvicoles sont ceux qui demeurent en place pendant toute la mauvaise saison : ours, martre, grand tetras ... Il y a possibilité d'insertion de phase poikilothermie dans un cycle d'homéothermie (ours). Le grand tetras est surtout frugivore-herbivore, la martre surtout carnivore, l'ours est omnivore avec des dominantes carnivores ou frugivores saisonnières ou occasionnelles. Tous jouent un rôle important qualitatif ou quantitatif dans l'écosystème forestier, par leur nombre, leur activité ou leur inféodation à cet ensemble. La Pl XII indique les types de déplacement annuels en fonction de l'onde trophique montagnarde. L'étude particulière que

nous avons faite de la martre montre que, écologiquement, cet animal n'est pas une réussite car il dépense une énergie considérable pour un très faible résultat. Pour étudier ces questions l'hiver est la meilleure saison car on peut repérer et suivre les traces des animaux sur la neige.

16.3. Nous distinguons dans les complexes supra-forestiers la ceinture à sorbiers et bouleaux, la forêt claire de *Pinus uncinata* et les communautés landinicoles la dépassant en altitude. Enfin, les étendues supérieures à peuplement végétal d'autant plus ponctuel et disséminé que l'on gagne vers les étendues minérales supérieures.

La présence de végétaux fournissant des fruits bacciformes est le point central. Citons : myrtilles (2 espèces), camarine hermaphrodite, rhododendron, sorbiers (3 espèces) ... Il faut ajouter les « fruits » en amandes des pins à crochets. TANGUY (in D. Guide 1972) cite sommairement les oiseaux fréquentant ce milieu. On y rencontre aussi bien des rupicoles que des landinicoles ou des sylvicoles. C'est dire que chaque catégorie écologique y trouve son lot. Rouge queue noir, venturon et bec croisé se repèrent facilement dans les arres boisées et leur densité y est grande spécialement pour la première espèce. Le bec croisé est le plus spécialisé, ses mandibules croisées « en manière de ciseau » se révèlent d'une notable efficacité pour extraire les graines coincées entre les écailles des cônes.

Par son rôle de fournisseur important de nourriture la pinède et les groupements landicoles inféodés piègent un grand nombre d'individus d'espèces d'oiseaux qui ont des génotopes distincts. Un cas de migration altitudinale typique, en rapport semble-t-il avec la nourriture, est celle du coq de bruyère. Cet oiseau strictement hygro-sylvicole pour se reproduire s'installe, à la bonne saison, au-dessus des niveaux hivernaux. Ses déjections nocturnes permettent de repérer facilement ses quartiers.

Il sera intéressant d'étudier l'écologie quantitative de cette bande trophiquement fondamentale dans la vie de la montagne. Des recherches en collaboration avec un ornithologue et un entomologiste ont été mises en train à la fois dans la pinède à crochets karstique d'Anie et dans la pinède granitique du massif de Néouvielle (Pyrénées centrales).

Dans certains cas les champs de myrtilles enclavés dans les ostioles déboisés de la partie haute de la hêtraie-sapinière jouent un rôle comparable (partie haute du dôme de Soulaing, en vallée de Barétous). Ce phénomène est d'autant plus net que les forêts proches sont escarpées donc faunistiquement riches.

A plus basse altitude on doit considérer les peuplements clairs ornithochores à base de houx, prunellier, bourdaine, myrtille, bruyères diverses, comme trophiquement vicariants. Ces enclaves sont très abondantes aux limites chênaie-hêtraie ou dans les faciès de la hêtraie colonisant les grands éboulis permo-triasiques. Il n'est pas sans

intérêt de rappeler que ALLORGE a, à propos du *Prunus lusitanica* du vallon de la Hayra, suggéré que l'extension de cet arbre est vraisemblablement le fait « des oiseaux frugivores qui viennent visiter ces peuplements à l'automne ». Il note par ailleurs que sur les huit phanérophytes principales compagnes du *Prunus*, « 6 possèdent des fruits bacciformes recherchés des oiseaux ».

Les niveaux alpins peuvent être définis ainsi : activité biologique de un à trois mois par an, peuplement végétal ponctuel à base d'individus vivaces à faible productivité, donc fournissant peu de nourriture potentielle aux herbivores, peuplement animal réduit condamné à un erratisme relatif.

Isard, lagopède, tichodrome échelette, niverolle et rouge queue noir sont les animaux régulièrement observés très haut. Quelques-uns de ces rupicoles sont susceptibles de migrations hivernales jusqu'à très basse altitude ; ceci est surtout vrai pour les rupicoles qui peuvent y trouver des écotopes comparables : parois rocheuses naturelles ou artificielles. C'est plus le manque de nourriture qui fait fuir les animaux des hautes altitudes que la rigueur écologique saisonnière ; de même la montagne est plus une barrière climatique temporaire qu'une barrière physiographique (cas des migrations).

16.4. Au piémont les degrés d'anthropisation sont diversifiés mais toujours très marqués. Il importe de signaler ici la résultante écobiocénotique d'une pression anthropique toujours grandissante. Les points importants sont : l'insularisation des grandes masses forestières et le tassement écobiocénotique résultant. La désintégration du manteau forestier a vraisemblablement eu des incidences climatiques. L'évolution semble aller vers l'opposition entre des structures insulaires (zones boisées) ou linéaires (axes des gaves) floristiquement et faunistiquement riches et de vastes ensembles relativement pauvres et monotones. Dans ces espaces cultureux des phénomènes de piégeage sont introduits par les monocultures (maïs) et des phénomènes de foules s'y observent. Les axes fluviaux hébergent des faciès physionomiques typiques du piémont (barthes et saligues) ; ils induisent des structures nodales (trinome eau-village-ordure) remarquables. L'ancien agencement du piémont (bocages) paraît être une structure écologiquement très équilibrée et conservatrice. Au piémont sud, en raison du climat, les modifications ont atteint un point extrême (paysages de bad-lands navarro-aragonais) ; pour être moins visibles au versant nord les séquelles des transformations passées n'en sont pas moins nettes.

16.5. Des phénomènes rythmiques et cycliques mal connus modulent l'activité et les migrations (de versant et générales) des animaux. Rythmes de fructification, rythmes climatiques sont les moins méconnus.

Il faut distinguer, dans le contingent animal observable en alti-

tude, les êtres eu-montagnards dont les hautes terres sont le milieu normal de vie, des êtres secondairement montagnards. Il existe en fait diverses transitions entre ces deux catégories. Il faut souligner la souplesse — nous dirions l'intelligence — avec laquelle les animaux savent profiter au mieux des ressources du milieu dans le cadre de l'économie énergétique. La considération des rapports tapis végétal-peuplement animal ouvre des voies prometteuses dans la compréhension du peuplement orophile.

17.1. La chorologie fournit une base solide à l'essai de reconstitution de la mise en place des peuplements. L'actuel peuplement végétal de nos montagnes est fait d'éléments géographiques installés successivement et indépendamment. C'est toujours le dernier épisode important qui imprime une marque prédominante, tendant à effacer les épisodes antérieurs. Les résultats de la chorologie doivent s'unir à ceux des analyses polliniques, lesquels permettent de déceler les mouvements des grandes masses forestières. Celles-là n'ont pu être mises en œuvre pour notre territoire. En montagne on peut en outre utiliser les résultats de l'analyse morphologique des séquelles glaciaires. C'est là une méthode originale simple qui mériterait d'être plus amplement utilisée au niveau pyrénéen. La conjonction des diverses données permet d'esquisser une chronologie relative. L'essentiel est ici de situer nos rares certitudes — c'est-à-dire les faits de très faible improbabilité — dans l'océan des problèmes en suspens ! Cependant les informations les plus sûres sur l'histoire du peuplement seront apportées par l'étude cyto-taxonomique de quelques genres importants.

17.2. Nous avons dressé un certain nombre de cartes de répartition pour quelques espèces notables. Pour le versant nord nous avons retrouvé des indications connues bibliographiquement et apporté de très nombreux renseignements originaux. Pour le versant méridional (Navarre pyrénéenne) tout était à faire. Le problème des limites occidentales, septentrionales ou méridionales a, en particulier, été abordé.

Une classification simplifiée permettant un schéma général de la distribution des espèces a été proposée. On peut y distinguer : des endémiques ou espèces à aires disjointes (Occidentales, centrales, orientales), des orophytes (boréo-alpines, pyrénéo-cantabriques, cantabriques montagnardes ou atlantiques montagnardes, méditerranéo-montagnardes) ; des espèces nord ou sud pyrénéennes ; des sous-pyrénéennes nord ou sud, orientales ou occidentales. Les notions d'atlantiques montagnardes et de méditerranéo-montagnardes sont intéressantes à considérer.

17.3. Considérons l'état actuel du peuplement végétal, sous l'aspect de la chorologie. Les faits attribuent un rôle prépondérant aux massifs suivants comme limites aréales : Sesques (2 800) et

Anie (2 504 m) (limite occidentale des peuplements pyrénéo-alpins en séquence carbonatée et non carbonatée) ; Otxogorriagné (1 923 m) et Orhy (2 017 m) (limite du subalpin et du supra-forestier à dominante méditerranéo-montagnarde, avec deux échelons d'appauvrissement) ; Orzanzurieta (1 570 m) (limite occidentale absolue du sapin en forêt d'Iraty). Le couple Anie-Sesques abrite l'essentiel des plantes et phytocénoses typiquement pyrénéo-alpines. Si le Sesques, très ressemblant au massif de Néouvielle, est nettement de type pyrénéo-central non calcimorphe, l'Anie, tout en offrant un caractère nettement pyrénéen, accuse déjà une caractère cantabrique. C'est une haute borne, un point singulier : massif refuge et charnière de deux mondes complémentaires. Un autre territoire peut être défini comme un point singulier à très haute signification biogéographique historique : c'est la zone Artzamendi-Iparla-Baigoura-Rhune. Elle abrite en particulier *Soldanella villosa*. Ces deux territoires illustrent le caractère conservateur du climat atlantique, à haute altitude et au plus profond des ravins à hygrométrie paroxysmique. La disparition du pin à crochets puis du sapin dans nos montagnes leur confère aussi une grande importance. Ces faits concernent des limites pyrénéennes occidentales. Si l'on envisage maintenant les irradiations cantabriques dans le domaine pyrénéen, on peut reconnaître au niveau du pore basque une disjonction. Les plantes hygrophiles (*Dabæcia cantabrica*, *Pimpinella siifolia* ⁽⁸⁾ ...) progressent au piémont nord ou par les chaînons nord-pyrénéens selon qu'il s'agit d'espèces landicoles ou de végétaux rupestres ; les plantes héliophiles (*Genista occidentalis*, *Saxifraga cuneata*..) progressent surtout au sud. Dans quelques cas il y a des infiltrations du sud au nord avec des jalons à partir de localités nombreuses au sud (*Saxifraga cuneata*). Il est intéressant de remarquer que le col de la Pierre St-Martin est le dernier point vers l'est où le *Genista occidentalis* a une aire nord et sud contigües ⁽⁹⁾ ; ce col jalonne aussi la pénétration du *Saxifraga* déjà nommé. La ride carbonatée — et en partie karstifiée — Ezkaurri-Alanos-Peña Forca joue un peu au sud le rôle de nos chaînons carbonatés nord-pyrénéens inter aspe-ossalois. Les premiers abritent les dernières localités au sud de *Androsace hirtella* et *Petrocoptis pyrenaica*. Complémentairement à ces infiltrations marginales existent des jalons centraux de plantes surtout cantabriques : *Agrostis truncatula*, *Euphorbia chamaebuxus*... Mais, d'une manière générale, les exigences écologiques de ces plantes ne sont pas très éloignées — ou sont en accord — avec l'environnement régional. Ce n'est pas toujours le cas ! Stations xérothermiques et localités de basse altitude de plantes montagnardes sont un bon exemple de discordances entre localisations actuelles et exigences écologiques (D. 1969 a).

(8) Cette plante exige une grande humidité atmosphérique mais elle vit en des lieux temporairement peu humides quant au sol.

(9) Le relèvement des altitudes au-delà n'est évidemment pas étranger au phénomène.

17.4. On peut considérer avec ALLORGE 1941 comme tropicaux ou tertiaires certaines plantes, genres ou familles. Les célèbres ptéridophytes du littoral cantabrique arrivent au Pays Basque occidental septentrional : *Gymnogramme totta*, *Trichomanes radicans*, *Hymenophyllum tunbridgense*. Cette hypothèse de l'installation tertiaire de ces espèces s'appuie aussi sur l'existence de muscinées de même signification biogéographique ; certains animaux — surtout des Mollusques — montrent des affinités comparables.

Nous faisons une étude particulière de *Soldanella villosa*. La conclusion est que l'habitat rupestre actuel est secondaire ; en quelques localités la plante croît à même le sol moussu, ayant conservé là son écologie de vieille espèce sylvatique comme sa parente *S. montana*.

Nous attribuons aux fonds de ravins à très forte humidité au Pays Basque un rôle comparable à celui dévolu aux abris sous roches des Pyrénées navarro-aragonaises. Les conditions sont évidemment très différentes. Toutes ces plantes ont une solide réputation d'archaïsme : isolement systématique ou disjonctions aréales notables. Toutes font figure de reliques et ont un habitat rupestre ou voisin.

Nos observations ne contredisent nullement celles si lumineusement exprimées par ALLORGE dans son article sur : Le chêne vert et son cortège au versant atlantique du Pays Basque espagnol. (D. 1969 a). On peut considérer les végétaux sempervirants suivants : *Arbutus unedo*, *Phillyrea media*, *Rhamnus alaternus*, *Pistacia lentiscus*, *Viburnum tinus*... comme des vestiges de la laurisilve tertiaire. L'auteur cité admet comme vraisemblable l'existence du chêne vert « au littoral atlantique à la fin du tertiaire » et la possibilité de sa persistance, durant les glaciations « à la faveur de conditions de climat local moins sévères que celles du climat général (comme c'est le cas actuellement dans les ravins de la corniche vasco-cantabriques pour plusieurs espèces tropico-atlantiques ». La répartition de l'arbousier est particulièrement significative au versant nord (D. 1969).

17.5. La part de la topographie nous semble avoir été très importante dans l'histoire du peuplement végétal pyrénéen. Les vallées encaissées typiques sont toujours très riches : au sud elles abritent les vestiges de laurisilve et les colonies herbacées hygrophiliques, au nord elles conservent les vestiges xérophiles. La diversité topographique ménage une gamme écologique étendue et des coexistences de signification diverse.

17.6. Les conceptions xérophiles ont été introduites au niveau pyrénéen par GAUSSEN 1926 et, depuis, admises par la majorité des auteurs. A l'hypothèse de réimmigration par les cols de plantes s'oppose celle de l'autochtonie, c'est-à-dire de la persistance sur place. Il faut reconnaître que la localisation des « stations xérophiles » aux niveaux de la vallée autrefois recouverts par les langues glaciaires est un argument en faveur de l'allochtonie. Mais des oscillations altitu-

dinales sont sans doute intervenues ; de plus comment expliquer que croissent parfois au nord dans ces stations des plantes qui ne sont pas au sud (cas de *Aethionema saxatile*, en Vallée d'Aspe) ? Dans beaucoup de cas les deux théories sont à considérer : allochtonie et autochtonie.

17.7. La flore oro-méditerranéenne et méditerranéo-montagnarde a une importance non négligeable dans nos montagnes. Ces plantes sont des végétaux très rustiques ; pendant le long hiver de la montagne elles ne bénéficient en général pas de la protection de la neige (habitat rupestre) au contraire des oro-arctiques (ou arctico-alpines). Sur les falaises les variations thermiques nycthémérales et saisonnières sont d'une rare brutalité. On voit immédiatement l'intérêt historique de ces faits : ces plantes peuvent persister très longtemps sous climat défavorable. Les stations rupestres dominées par les végétaux méditerranéo-montagnards renferment donc beaucoup d'informations de biogéographie historique (MONTSERRAT 1970). *Juniperus sabina* a fait l'objet d'une étude particulière.

17.8. L'évolution actuelle de la végétation, sous le poids technologique présent prolongeant le carcan historique, va dans le sens d'une banalisation floristique de certains axes de piémont et collinéen. Il y a intrusion de plantes adventices ou acclimatées (= naturalisées) progressant en fronts allogènes et recul des communautés naturelles. A ce point de vue existe une coupure fondamentale au niveau du contact étage collinéen-étage montagnard.

18. Qu'entend-on par peuplement ? S'agit-il de l'ensemble du monde vivant ? Le terme d'*écosystème* recouvre l'état structural et fonctionnel actuel ; nous réservons le terme de *cortège* au bloc solidaire historiquement. Nous admettons que l'écosystème résulte de recombinaison sur place d'unités historiquement hétérogènes donnant un ensemble homogène fonctionnel.

La notion de milieu naturel est — sauf pour les très hautes altitudes — une vue de l'esprit dans les montagnes européennes très modifiées par l'homme. Les faits conduisent à adopter une position intermédiaire entre celle de certains géographes qui ne voient que l'action humaine et de certains écologistes qui oublient le facteur humain dans le tracé de leurs épures. Nous avons défini l'écobiocénotique comme la recherche des structures de peuplement en relation avec le milieu ; dans cette optique les producteurs primaires que sont les végétaux jouent un rôle directeur. Il était donc utile de tenter de déceler les grandes séquences de mise en place du peuplement. Dans un fond d'homogénéité écobiocénotique s'insèrent, aux divers niveaux, des discontinuités. Celles-ci naissent surtout à la faveur des vallées (cluses). On ne semble pas encore avoir exploité au maximum au niveau pyrénéen, le rôle majeur du relief.

PROSPECTIVE GENERALE DES MILIEUX OROPHILES

19.1. Pour un naturaliste qui a longuement réfléchi aux problèmes posés par l'écologie et le peuplement de ces Pyrénées occidentales, il est normal de porter son inquiétude vers le futur. Ce souci de prospective écologique acquiert une singulière signification dès lors qu'il s'agit de cette région montagneuse, dernier réduit pyrénéen de la civilisation basque. Nous avons publié une première étude (D. 1970 b), à laquelle nous renvoyons le lecteur. Je n'indique ici que les problèmes généraux. La localisation et la justification des ensembles à conserver — qui occupent dans notre mémoire une place importante — ne seront pas indiquées ici.

19.2. L'homme se trouve dans la nécessité d'aménager, de conserver la nature. Concilier ces deux aspects est une fatalité. Chaque attitude extrême portée à son paroxysme affectif ou actif est qualifiée soit d'*aménagiste*, soit de *protectionniste* par la partie adverse. Le débat est très rarement abordé scientifiquement ou bien des considérations autres dominent..⁽¹⁰⁾ L'approche théorique de ces problèmes a été développée au maximum par quelques auteurs dont MARGALEF 1971. Le point central à considérer est l'insertion de l'homme dans les divers écosystèmes qui se sont succédés depuis que sa présence a pu constituer une *force de pression* écologiquement significative. Quand la formulation thermodynamique de ces problèmes sera tout à fait au point on pourra utiliser dans nos schémas descriptifs des concepts tels : flux énergétique, coefficient de stabilité, systèmes rétroactifs ou de feedback ... Une telle approche « cybernétique » dérive du courant de pensée nommé structuralisme, mais que nous préférons désigner sous le nom d'*analyse structurale*.

19.3. Nous avons axé notre effort sur l'interprétation écologique des anciennes structures communautaires pyrénéennes. Ce faisant nous avons transposé en partie les idées contenues dans un texte de MONTSERRAT 1971 :

« Las comunidades naturales tienden hacia una complejidad progresiva, amenta la diversidad (mas nichos ecologicos) y se complica la estructura comunitaria (estratos diversificados, tronco potentes, fibra en el pasto) tanto en vuelo como suelo. Todas las series evolutivas tienden hacia un estado final estable, muy bien estructurado, rico en especies altamente especializadas y con la biomasa maxima compatible con las condiciones ambientales de cada lugar de la tierra. »

L'autarcie des populations de chaque vallée pyrénéenne permet

(10) Les naturalistes abordent évidemment ces problèmes scientifiquement mais pas les administrateurs. Or ce sont eux qui détiennent les pouvoirs...

de décrire les divers procédés de subsistance utilisés comme étant les éléments d'un ensemble clos, ou si l'on veut d'un système fermé. On peut admettre que dans un premier temps, ce système tend à acquérir un état d'équilibre. Équilibre écologique correspondant à une utilisation des ressources du milieu par un certain nombre de montagnards désireux de ne point stériliser les potentialités utilisables de la montagne. Ces ressources sont : le bois, la terre, les pâturages. C'est la fonction assurée par le montagnard qui seule, ici, nous importe : bûcheron, charbonnier, pasteur, berger, agriculteur, chasseur ... Ces activités sont les pivots fonctionnels de la communauté. La notion de propriété individuelle n'existait pas au sens moderne du terme, son homologue juridique était celle de jouissance. Le sol, comme les richesses qu'il porte, appartiennent à la vallée, c'est-à-dire à la communauté. Un partage de jouissance temporaire doit intervenir entre les divers villages de la vallée puis entre les divers feux (= foyers). Une spécialisation intervient ; les règles très strictes modulent chaque année le début de chaque activité, elles ont toujours pour fondement une meilleure rentabilité des ressources. Celles-ci permettent de faire vivre correctement un certain nombre d'individus.

Deux idées nous semblent importantes dans le fonctionnement des vieilles communautés pyrénéennes : celle de l'exploitation maximale mais prudente car planifiée des ressources du milieu, celle de la régulation démographique par l'intermédiaire des migrations (saisonnières ou définitives). Quand ces deux points sont atteints ou mis en œuvre, on peut admettre que le système ethno-écologique a atteint sa maturité fonctionnelle. Celle-ci, nous le répétons, ne peut être atteinte et maintenue que par le respect de règlements à déterminisme écologique. Ces règlements sont la codification des observations faites par les générations successives. Cette mémoire du passé témoigne d'une véritable éthique de la vie montagnarde.

Dans ce système idéalement défini, des facteurs internes de destruction interviennent (génétique des isolats humains). Quand il s'ouvre aux influences extérieures on peut considérer que la phase de dégradation intervient. L'isolement économique relatif cède la place à un système d'échanges généralisés. Ce processus de dégradation s'est accéléré avec la perte de l'autonomie politique des vallées pyrénéennes. Les évacuations de matière première (bois pour la mâture, par exemple) n'ont pas été compensées par des « entrées » équivalentes. Une autre conséquence fut le vieillissement démographique relatif accéléré des populations montagnardes, ce qui équivaut à une perte énergétique. Ce passage d'un système fermé (pour l'essentiel) ayant atteint son équilibre (nous dirons : son *climax ethno-écologique*) à une structure ouverte se traduit fatalement par un affaiblissement de la cohérence interne du système, donc par des pertes par transfert du flux énergétique, c'est-à-dire par un abaissement relatif de la productivité.

Le schéma à peine évoqué ci-dessus mais dont on trouvera un

exposé dans notre travail nous semble être à même de donner un cadre général pluri-disciplinaire à une description globale de l'ethno-écologie pyrénéenne. Il semble que l'évolution qui fait passer d'un système autarcique à un système ouvert soit irréversible. Mais ce seuil d'irréversibilité n'a probablement pas été atteint partout en même temps. Son avènement a dépendu d'avatars historiques plus qu'écologiques. Postérieurement à la protohistoire le facteur humain a joué un rôle de premier plan dans l'évolution de la Nature pyrénéenne.

19.4. Les chapitres suivants concernent l'ancien équilibre agrosylvo-pastoral. De la forêt l'homme tirait nourriture, matériaux et fourniture énergétique (fossilisation temporaire d'énergie sous forme de charbon de bois, bois de combustion...). L'étude du pastoralisme est ici complétée par ses aspects humains généraux. Plusieurs critères nous permettent de déceler les paléo-structures pastorales : richesse de la toponymie, abondance de la grande faune inféodée, caractère morcelé des troupeaux, éparpillement des cabanes actives en tous lieux de la montagne, étendue et état des surfaces pastorales, modes de transhumance... Le fait agricole fait l'objet d'une étude moins approfondie.

19.5. Cette étude prospective préconise l'utilisation préférentielle des techniques biologiques pour améliorer la rentabilité des divers phénomènes économiquement importants. L'utilisation exclusive des produits chimiques va parfois de pair avec une méconnaissance totale de nombreux aspects biologiques ou écologiques. Des recherches ultérieures permettront sans doute de perfectionner les enseignements tirés de la considération de notre territoire d'étude. Notons que celui-ci étant climatiquement très diversifié (versant méridional et versant septentrional) les observations consignées ont souvent valeur générale.

PERSPECTIVES DE RECHERCHES

Nous souhaitons que les pages précédentes aient pu donner au lecteur intéressé une idée générale de l'esprit de nos recherches ; il ne pouvait d'ailleurs être question en une trentaine de pages de résumer un ouvrage de 500 pages et d'indiquer tous les résultats obtenus.

Nous avons donné une place de choix au monde végétal en raison du puissant rôle intégrateur de celui-ci. Etudier la logique et la dynamique du peuplement végétal permet d'esquisser un cadre descriptif très souple. Ces recherches permettent d'approfondir les rapports Ecologie-Taxonomie et Ecologie-Phytocénotique aux divers niveaux d'étude. Mais ce qui est la volonté essentielle de notre travail est l'établissement des rapports entre tapis végétal, monde animal monta-

gnard et peuplements humains. L'évocation de l'écosystème pastoral a, je pense, été pour la première fois tentée d'une manière rigoureuse. Les problèmes actuels se confondent en partie avec les déterminismes passés. Envisager les rapports Ecobiocénotique-Biogéographie sous l'angle chorologique apporte beaucoup de clarté. L'essentiel dans ces questions difficiles est de réfléchir à la lueur des faits non des théories. Celles-ci ne sont que des architectures fugaces destinées à l'avancement de la recherche. Rappelons ici la très belle maxime d'EINSTEIN :

« *Formuler un problème est souvent plus essentiel que d'en donner une solution...* »

Quand on parcourt la montagne avec la volonté d'en saisir le plus d'aspects possibles, on ne peut se désintéresser des problèmes humains. Le milieu montagnard subit une désintégration poussée, la Nature pyrénéenne part en lambeaux. L'écologie est à la mode au niveau des discours. Nous qui consacrons l'essentiel de notre activité scientifique à la compréhension du milieu montagnard, voyons partout des travaux démarrer sans étude écologique préalable. A notre avis d'ailleurs une théorie écologique de la montagne reste à élaborer. On sait encore trop peu de choses sur des notions telles : écosystèmes induits, homéostasie écobiocénotique, phénomènes d'autorégulation et de feed-back... L'ouvrage dont ce texte est un reflet imparfait est un premier pas en ce sens.

Je pense que les naturalistes qui travaillent avec nous nous permettront de donner, dans quelques années, une image plus complète de nos conceptions.

BIBLIOGRAPHIE CITÉE

Compte tenu du caractère de cette publication, seuls sont indiqués ici les articles ou ouvrages cités ainsi que les travaux de l'auteur.

ALLORGE (P.). — 1941. Notes et mémoires sur la végétation et la flore du Pays Basque, *Bull. Soc. Bot. Fr.*, T. 88, 1934, 356 p.

BRAUN-BLANQUET (J.). — 1948. *La végétation alpine des Pyrénées orientales*, Barcelona, 1948, 306 p.

CHOUARD (P.). — 1948. La biologie montagnarde des plantes dans les Pyrénées centrales, *Bull. Soc. Bot. Fr.*, T., 1948, 164 p.

CLAUSTRES (G.). — 1965. *Les Glumales des Pyrénées ariégeoises centrales*. Recherche d'écologie descriptive et d'écologie causale, Rennes, 1965, 493 p.

GAUSSEN (H.). — 1926. *Végétation de la moitié orientale des Pyrénées*. Sol, climat, végétation. Lechevallier, Ed. Paris, 1926.

MARGALEF (R.). — 1968. Perspectives in ecological theory. *Chicago Univ. Press* Chicago-London, 1968, 111 p.

MONTERRAT (P.). — *La Jacetania y su vida vegetal*, Zaragoza, 1971, 108 p.

VANDEL (A.). — *La genèse du vivant*. Masson et C°, Paris, 1968, 274 p.

VIERS (G.). — 1962. *Pays Basque français et Barétous*. Privat Ed., Toulouse, 1962.

- DENDALETCHÉ (Cl.). — 1969 a. Esquisse du peuplement végétal des Pyrénées atlantiques — *CR 94^e Congrès National des Soc. Sav., Pau* 1969, *Bibliothèque Nationale*, Paris, pp. 305-321.
- 1969 b. Notes sur quelques cavités rocheuses ou lieux dits de la région d'Itxassou-Bidarray : Harpeko-saindua, Leize handia, Ifernuko-baratzia. Leur signification ethnographique — *Gure Herria*, n° 3, 1969, pp. 149-158.
- 1969 c. Sur le peuplement du Pic Errocaté et de ses environs (Pyrénées Basques) — *Bull. C.E.R.S., Biarritz*, T. 7, n° 4, pp. 873-884.
- 1969 d. Notes floristiques sur le peuplement des Pyrénées atlantiques (Première note) — *Bull. C.E.R.S., Biarritz*, T. 7, n° 4, pp. 885-892.
- 1970 a. Sur la présence en France de *Petrocoptis viscosa* Rothm. (Caryophyllacées). Remarques sur la structure et l'évolution du genre *Petrocoptis* A. Br. — *Bull. S.H.N., Toulouse*, T. 106, n° 1-2, pp. 17-21.
- 1970 b. Eléments bio-écologiques pour l'aménagement forestier et pastoral et la conservation des richesses naturelles dans les Pyrénées Basques françaises — *Bull. C.E.R.S., Biarritz*, T. 8, n° 1, pp. 7-20.
- 1970 c. Sur les *Petrocoptis pyrénéens*. Notes éthologiques. — *Bull. S.H.N., Toulouse*, T. 106, n° 3-4, pp. 306-311.
- 1970 d. Observations éthologiques sur quelques grands rapaces des Pyrénées basques (Vautour fauve, Percnoptère, Gypaète, Milan royal) — *Cahier des Naturalistes, Bull. N. P.*, n. s. 26, pp. 31-36.
- 1970 e. La légende du « lac » du cayolar Etxecortia dans les Arbailles. Remarques sur l'intérêt ethnographique du massif. Esquisse structurale du peuplement — *Bull. Musée Basque, Bayonne*, n° 50, pp. 173-182.
- 1971 a. Le massif du Pic d'Anie. Notes sur l'écologie et le peuplement — *Bull. C.E.R.S., Biarritz*, T. 8, n° 2, pp. 273-289.
- 1971 b. Problématique de l'étude du peuplement végétal. Essai théorique (exemples pyrénéens et atlantiques) — *Bull. C.E.R.S., Biarritz*, T. 8, n° 2, pp. 261-271.
- 1971 c. La notion de lande. Caractères généraux. — *Bull. C.E.R.S., Biarritz*, T. 8, n° 2, pp. 257-260.
- 1971 d. Limite occidentale actuelle de la grande faune pyrénéenne de haute montagne et vestiges toponymiques — *Bull. S.H.N., Toulouse*, T. 107, n° 1-2, pp. 319-324.
- 1971 e. Plantes rupestres et plantes orophiles. Importance de la concurrence interspécifique et intercénétique comme facteur de la répartition naturelle des êtres vivants — *Bull. C.E.R.S., Biarritz*, T. 8, n° 3, pp. 579-583.
- 1971 f. Signification des structures pyramidales en géomorphologie. Rapports avec l'environnement écobiocénétique (Analyse de quelques types des Pyrénées occidentales) — *Bull. C.E.R.S., Biarritz*, T. 8, n° 3, pp. 595-600.
- 1971 g. Esquisse structurale d'écosystème pastoral dans les Pyrénées occidentales — *Bull. C.E.R.S., Biarritz*, T. 8, n° 3, pp. 585-593.
- 1971 h. Le nom pyrénéen du percnoptère (*Neophron percnopterus*). Sa signification étho-écologique — *Bull. C.E.R.S., Biarritz*, T. 8, n° 3, pp. 575-577.
- 1971 i. Note sur quelques oiseaux de montagnes basques (Gypaète, Percnoptère, Vautour fauve, Milan royal). Remarques éthologiques, toponymiques et ethnographiques — *Bull. Musée Basque, Bayonne*, n° 54, pp. 177-188.
- 1971 j. Notes d'excursion dans les montagnes de Navarre. Remarques ethnographiques et écologiques — *Bull. Musée Basque, Bayonne*, n° 54, pp. 195-204.
- 1971 k. Le genêt à balai (*Sarothamnus scoparius*) : itsats, en toponymie euzkarienne — *Gure Herria*, n° 5, pp. 284-286.

- 1971 l. Pic d'Anie (2 504 m) et Pic Rouge (2 177 m) : phytocénoses subalpines et alpines — *Bull. S.H.N., Toulouse*, T. 106, n° 3-4, pp. 492-497.
- 1971 m. Réflexions sur la notion d'arbre. *Bull. Soc. Mycol. Béarn*, n° 49, pp. 5-6.
- 1971 n. Peuplement végétal du département des Pyrénées Atlantiques — in *Pré-inventaire des richesses naturelles, Préfecture des Pyrénées Atlantiques* (non publié, ronéoté).
- 1971 o. Le peuplement végétal des montagnes entre les Pics d'Anie et d'Orhy (Pyrénées occidentales) : notes écologiques, floristiques et phytocénotiques — *Actes VI^e Congrès int. Et. pyr., Bagnères-de-Bigorre*, publiés in *Pirineos*, T. 105, pp. 11-26.
- 1971 p. Signification ethnographique de Harpeko saindua (grotte de Bidarray, Basse-Navarre) et de Behibideko emazte xuria (nom haut-souletin du Percnoptère, rapace migrateur) — *Actes VI^e Congrès int. Et. pyr., Bagnères-de-Bigorre*, 1971.
- 1971 q. Essai sur l'intégration toponymique des caractères écologiques et de peuplement (animal et végétal) dans les Pyrénées Basques — *Actes VI^e Congrès int. Et. pyr. Bagnères-de-Bigorre*, 1971.
- 1972 a. Approche écologique de l'aménagement du territoire montagnard du département des Pyrénées atlantiques — *Livre Blanc des Pyrénées, Préfecture des Pyrénées Atlantiques* (non publié, ronéoté).
- 1972 c. Guide du Naturaliste dans les Pyrénées Occidentales (Eléments de Géologie, Biologie et Ecologie pyrénéennes) — *Delacheaux et Niestlé Ed., Neuchatel*, T. I. : La moyenne montagne, T. 2 : La haute montagne (sous presse) (avec collaborateurs).
- 1972 d. Ecologie et peuplement végétal des Pyrénées Occidentales. Essai d'écologie montagnarde. *Thèse de Doctorat d'Etat* (à soutenir en 1973).

Planche 1 — TYPES DE CONTACTS ENTRE COMPLEXES FORESTIERS
ET ÉTENDUES SUPÉRIEURES.

En 1, c'est la pelouse pastorale (tireté fin au-dessus du trait continu) qui occupe l'espace montagnard au-dessus de la hêtraie ; celle-ci se termine par des formes d'abrouissements. C'est le type de contact régnant dans les parties où les niveaux subalpins sont peu ou pas représentés.

En 2, la ceinture à bouleaux surmonte la hêtraie, la baisse de la pression pastorale a libéré la lande atlantique montagnarde (L.).

En 3, il y a du côté sud limite artificielle de la forêt (celle-ci était primitivement une hêtraie-sapinière mais l'action humaine a favorisé l'extension du Pin sylvestre (Ps) et du côté nord limite topographique naturelle (abrupts rocheux de plusieurs dizaines de mètres).

En 4, on passe du pseudo-alpin au subalpin (pointillés fins sous le trait continu) et des vestiges de pineraie à crochets (Pc) existent en habitat rupestre.

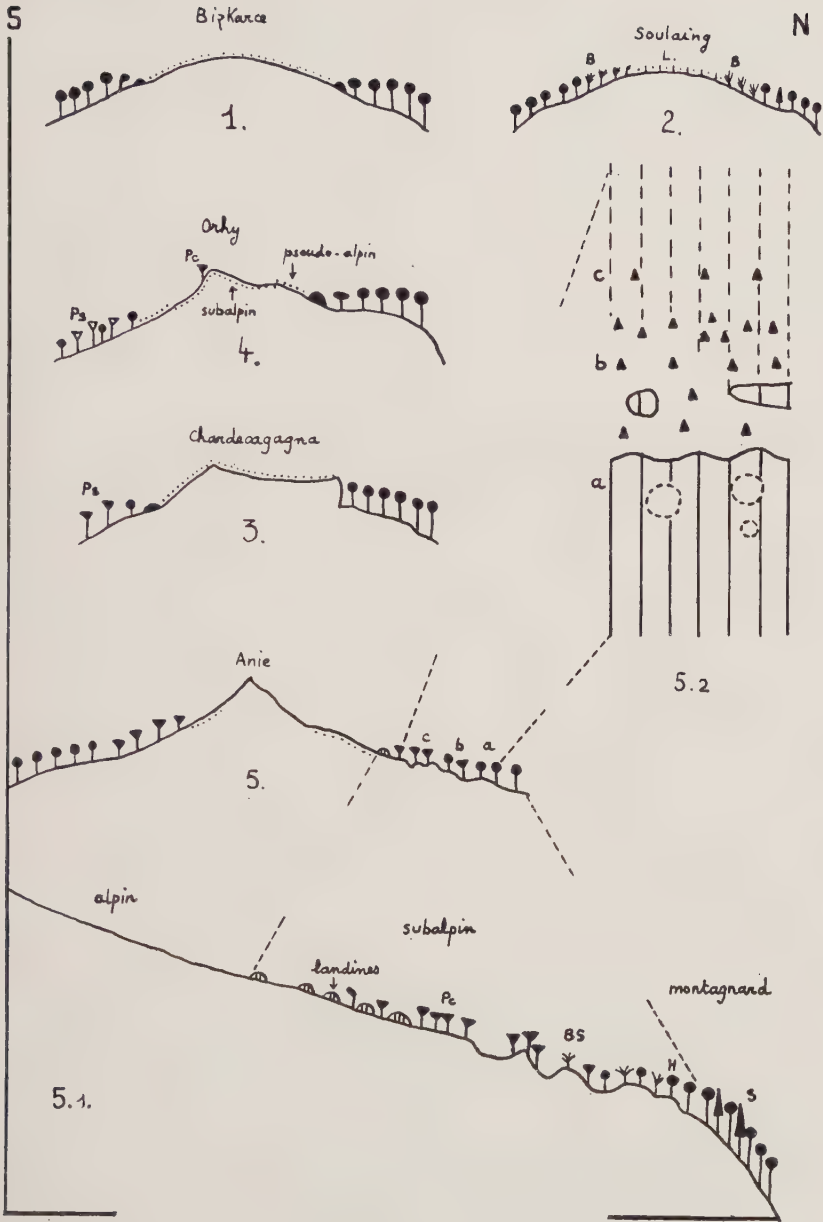


Planche II — SCHÉMA THÉORIQUE ILLUSTRANT LE MODE DE
PASSAGE D'UNE ESSENCE DOMINANTE A UNE AUTRE
EN VERSANT SUD.

On notera :

— que Chêne vert, Chêne pubescent, Pin sylvestre ont un comportement analogue : leurs stations s'effilochent puis deviennent punctiformes vers le sud et le haut des reliefs.

— que le hêtre suit une progression inverse vers le bas des reliefs et en ombrée (enclaves hygrophiles des fonds de canyons navarro-aragonais).

— que les zones de mélange (cercle en tireté avec pointillés à l'intérieur) sont l'indice de conditions écologiques très diversifiées et de processus locaux de concurrence.

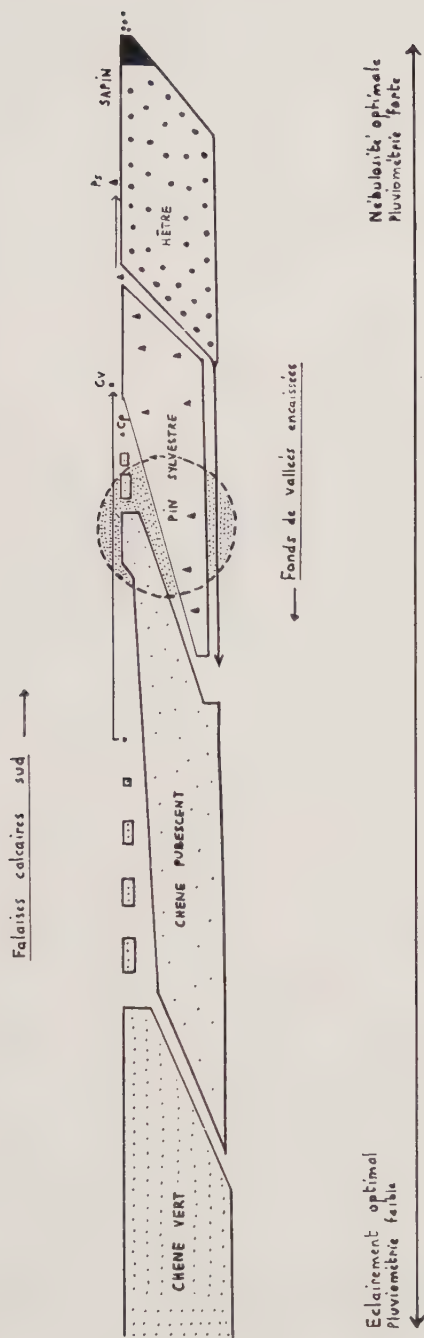


Planche III — ASPECT D'UNE FORÊT DE CRÊTE EN VALLÉE DE
BARETOUS.

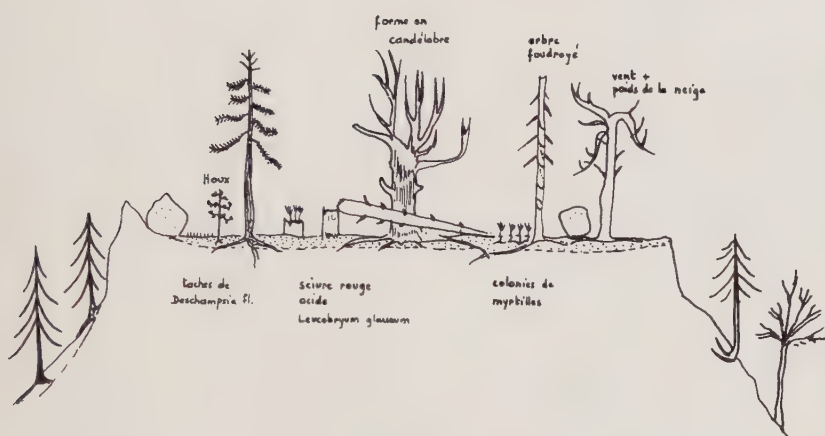


Planche IV — SCHÉMA GÉNÉRAL DE LA CLASSIFICATION DES
LANDES RETENUE.

On voudra bien noter que ce tableau est quelque peu rigide. Les commentaires inclus dans notre ouvrage apportent les assouplissements nécessaires. Ainsi *Erica ciliaris* peut vivre aussi bien dans les landes hygrophiles, *E. cinerea* dans les landes plus sèches et *Calluna* et *E. vagans* ont une amplitude assez large.

Arctostaphyloide

Juniperoide
naine

Callunaceae

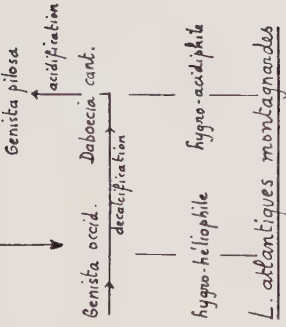
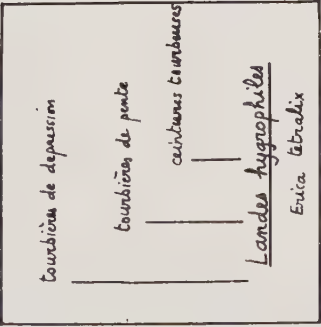
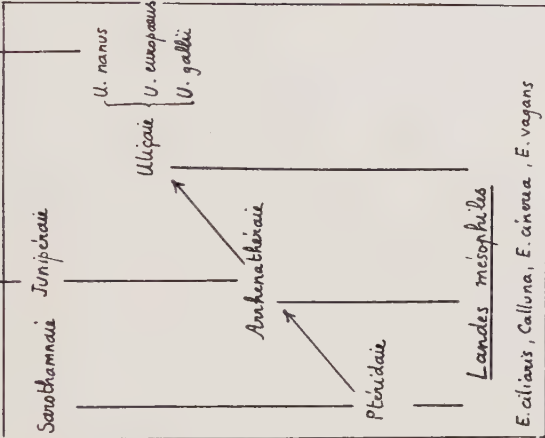


Planche v — RELATIONS SCHÉMATIQUES ENTRE COMMUNAUTÉS
HOMOLOGUES ATLANTIQUES ET MÉDITERRANÉENNES.

On a indiqué en particulier les convergences physiologiques et les analogies (voir texte).

GALICE		Mts CANTABRIQUES		PAYS BASQUE		LANNEMERZAN		MEDITERRANEE	
Altitude		Altitude		silice					
MAXIMUM						ZONE D'APPAUVRISSMENT FLORISTIQUE ET DE			
DIVERSIFICATION		Landes eu-atlantiques silicols a ERICACEES		Landes eu-atlantiques silicols a ERICACEES		<u>Ulex</u> <u>Sambucus scop.</u> <u>Erica scoparia</u>		CISTACEES <u>Calluna</u> <u>E. cinerea</u> <u>Sparganium junceum</u> <u>Maquis</u>	
SPECIFIQUE		Landes calciols a GENISTEES		Landes calciols a GENISTEES		<u>Genista scorpius</u>		LABIEES <u>Garrigue</u>	
DES						BROUILLAGE PHYTOCENOTIQUE			
ERICACEES									
ET		L. atl. mont. <u>Genista occid.</u>						<u>Genista Ramonda</u>	
GENISTEES									

Planche VI — TRANSECT SCHÉMATIQUE DANS UNE LANDE MÉSO-
PHILE.

On notera de gauche à droite : *Arrhenatherum thorei* (base de l'appareil végétatif), *Gentiana pneumonanthe*, *Ulex nanus*, *Erica ciliaris*, *Serratula seoanei*. Il s'agit ici de l'aspect automnal.

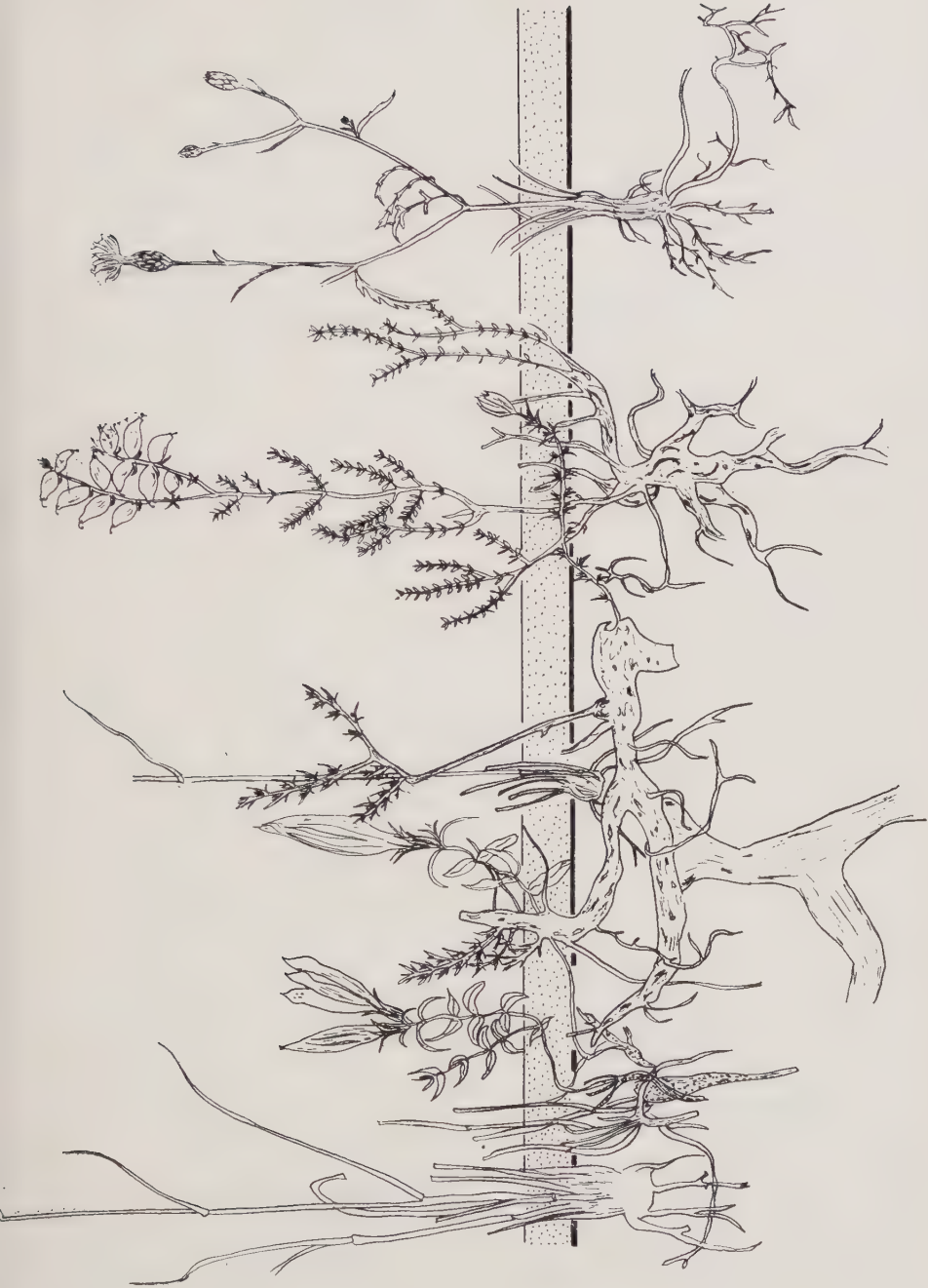
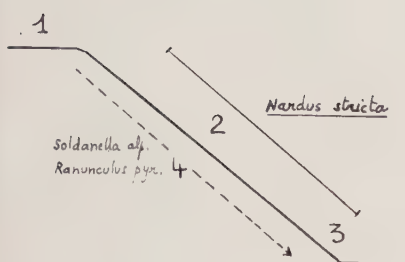


Planche VII — TOPOSÉQUENCES INCLUANT LES NARDAIES A L'OCCIDENT PYRÉNÉEN ET DANS LES PYRÉNÉES CENTRALES.



- 1 | Plantago alpina
Gnaphalium supinum
Luzula spicata
Antennaria dioica
- 2 | Botrychium lunaria
Selaginella sel.
Mert. athamanticum
Jasione perennis
Trifolium alpinum
- 3 | Cardamine alpina
Sibbaldia procumbens

1 Oreochloa disticha, Carex curvula

2 Festuca eskia

3 Nardus stricta

4 Alopecurus gerardi

5 Communauté chionophile à

Sibbaldia procumbens
Salix herbacea
Cardamine alpina
Veronica alpina ..

Enneigement important
Brevité de l'année végétative
Richesse du sol en humus

Planche VIII — COMPORTEMENT DE *FESTUCA SCOPARIA* EN TERRAIN
PLAT ET EN TERRAIN PENTU.

En haut, en terrain plat, l'aboutissement est une forme en couronne ou galette (détail en plan et coupe à l'extrême droite) ; en bas, en terrain incliné on arrive à une forme en croissant où le système racinaire est excentrique.

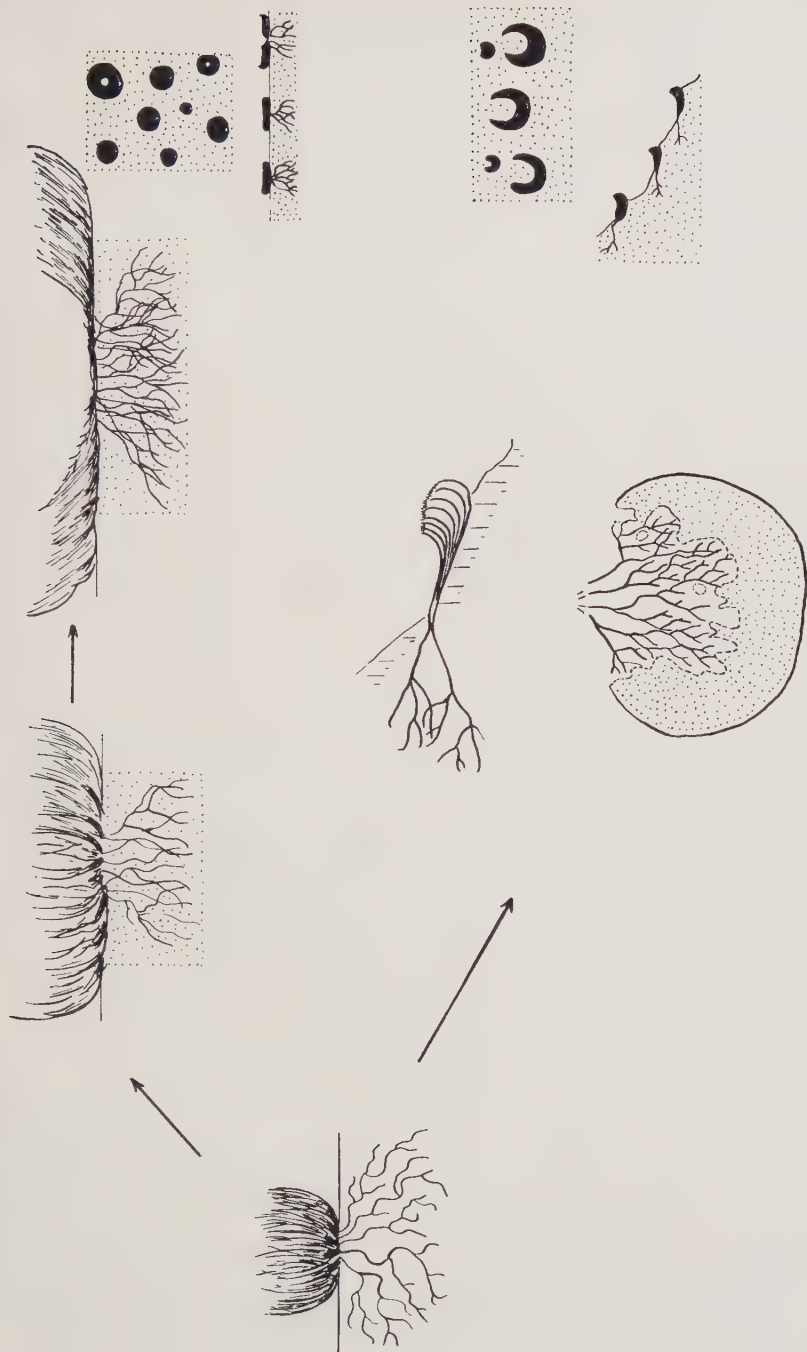


Planche IX — LES POPULATIONS DE *PETROCOPTIS* DE LA VALLÉE
D'ANSO.

Au nord existent des *P. pyrenæica* indubitables, au sud des *P. hispanica* typiques. Les populations intermédiaires se rapprochent soit de ceux-ci (Pop. Hp) soit de ceux-là (Pop. Ph).

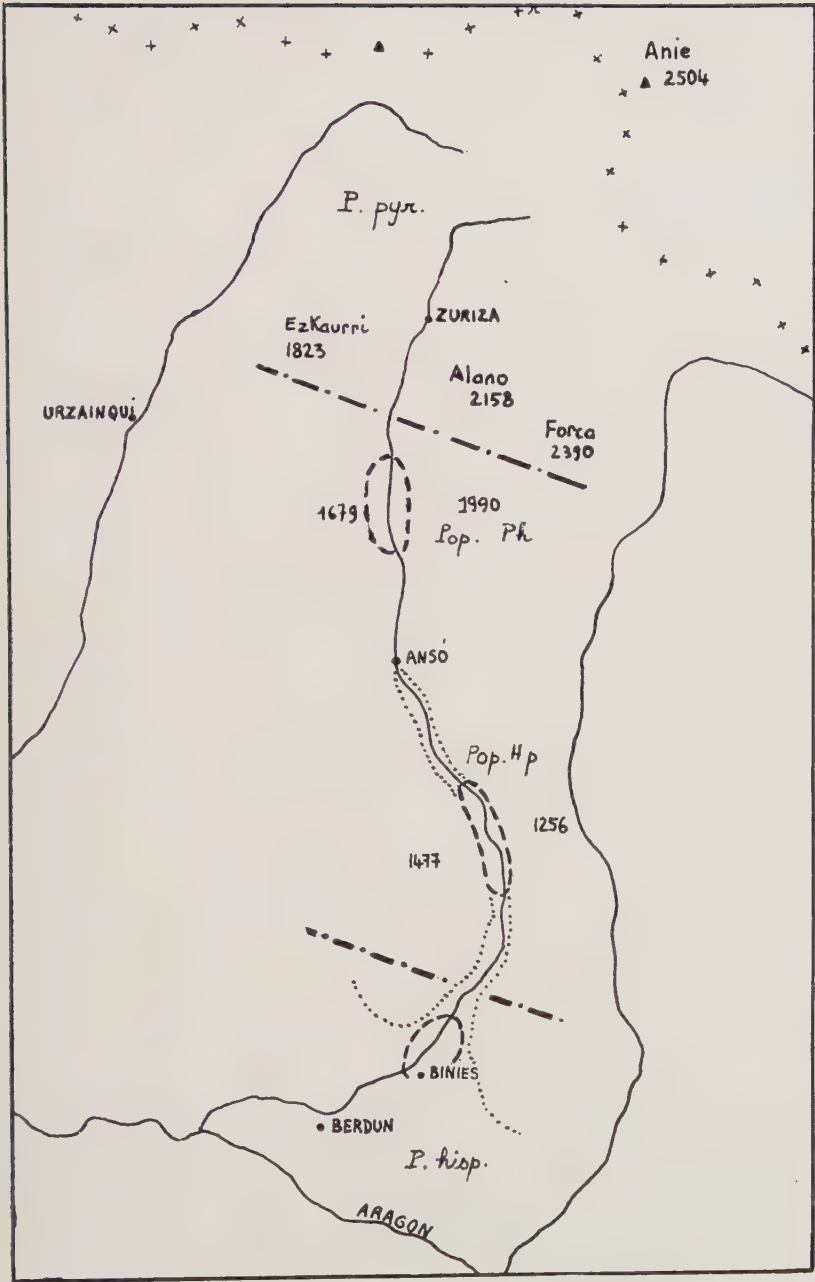


Planche x — PLANCHE DESCRIPTIVE D'UN PETROCOPTIS.

Notre travail sur ce genre comprend 25 planches ou cartes analogues à celle-ci donnée à titre d'exemple. Il s'agit ici de la race *viscosa*. En haut, à gauche : détail d'un poil normal ; à droite : détail d'un épiderme avec stomate simple. En bas : détail des graines. Au centre, à gauche : aspect d'une portion de tige hérissée de glandes visqueuses ; à côté, les zones en tireté correspondent aux parties rougeâtres visqueuses, les zones en blanc sont normalement vertes et non visqueuses ; au-dessus détail d'une papille glanduleuse.

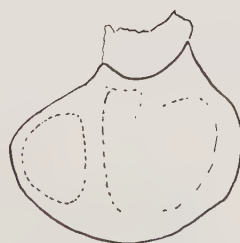
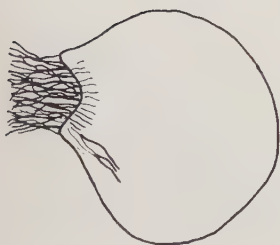
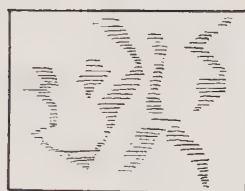
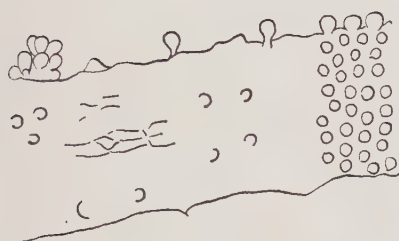
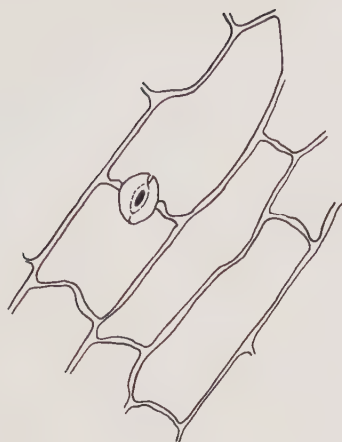
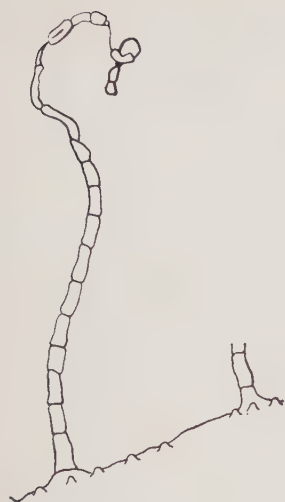


Planche XI — TRANSECT DES VERSANTS NORD ET SUD PYRÉNÉENS.

Nous avons reporté sur ce schéma les diverses essences : chêne pubescent (Cp), Pin sylvestre (Ps), Sapin (S), Hêtre (H), Bouleau et Sorbier (BS), Pin à crochets (Pc), l'ensemble est surmonté par les landines (dômes striés) et les pelouses (petits traits sommitaux). Deux écotones fondamentaux ont été distingués : E I (limite supérieure des complexes montagnards hygrophiles) et E II (limite inférieures des niveaux alpins). Des écotones de second ordre sont aussi distingués. Les chiffres correspondant à ces zones portent en exposant le nombre de strates que comporte la végétation.



Planche XII — TYPES DE DÉPLACEMENTS ANNUELS EN FONCTION
DE L'ONDE TROPHIQUE MONTAGNARDE.

